Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Laubmoos-Spaltöffnungen

DISSERTATION
zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von
Karl Bierschenk
aus Wernigerode/Harz

1971

1969

Morphologie und Entwicklungsgeschichte der Laubmoos-Spaltöffnungen

DISSERTATION

zur Erlangung des Grades eines Doktors
der Naturwissenschaften
der Mathematisch-naturwissenschaftlichen Fakultät
der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

vorgelegt von
Karl Bierschenk
aus Wernigerode/Harz

1971

UNIV.
LEIDEN
BIBL.

Tag der mündlichen Prüfung: 9. Juli 1969

Dekan: Professor Dr. A. SEILACHER

1. Berichterstatter: Professor Dr. K. MÄGDEFRAU

2. Berichterstatter: Professor Dr. E. BÜNNING

Meiner Frau gewidmet

V O R W O R T

Die vorliegende Arbeit entstand in den Jahren 1966 - 1969 am

I n s t i t u t f ü r S p e z i e l l e B o t a n i k

der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen

unter der Anregung, erfahrenen Leitung und freundlichen Unterstützung meines verehrten Lehrers,

Herrn Professor Dr. K a r l M ä g d e f r a u .

Ihm sei für die gedeihliche Zusammenarbeit und seine großzügige Förderung an erster Stelle gebührend gedankt.

Gedankt sei ferner den Mitgliedern des Institutes für Spezielle Botanik für die freundliche Überlassung von Sammlungsmaterial und dem regen Erfahrungsaustausch auf bryologischem Gebiet.

Inhalt

Vorwort

Einleitung

Kurzer historischer Abriß der Forschung an Laubmoos-Spaltöffnungen S. 1

Material und Methode S. 2

Erstes Kapitel: Allgemeine Verhältnisse der Laubmoos-Spaltöffnungen

Lokalisierung der Spaltöffnungen S. 3

Anordnung der Spaltöffnungen S. 5

Anzahl der Spaltöffnungen S. 5

Laubmoose ohne Spaltöffnungen S. 7

Form der Spaltöffnungen S. 9

Form des Stomata-Porus S.1o

Größe der Spaltöffnungen S.11

Die Epidermis der Stomata-Umgebung S.13

Erhabene und eingesenkte Spaltöffnungen S.15

Zusammenfassende Betrachtung zu den allgemeinen Verhältnissen der Laubmoos-Spaltöffnungen S.16

Zweites Kapitel: Fehlbildungen der Laubmoos-Spaltöffnungen

Ungeteilte Spaltöffnungen S.17

Quergeteilte Spaltöffnungen S.17

Spaltöffnungen ohne Porus S.18

Epidermiszellähnliche Spaltöffnungen S.19

Spaltöffnungen aus einer Schließ- und einer Epidermiszelle 19

Spaltöffnungen ohne Trennwand S.19

Fusionierte oder einzellige Spaltöffnungen S.2o

Mehrlings-Spaltöffnungen S.21

Mehrzell-Spaltöffnungen S.22

Mehrfach-Spaltöffnungen S.23

Beurteilung der Spaltöffnungs-Fehlbildungen bei den Laubmoosen S.24

Drittes Kapitel: Die Entwicklung der Laubmoos-Spaltöffnungen

Die Entwicklung des Sporophyten S.26

Die Differenzierung der Stomata im Epidermisverband S.26

Entwicklungsbeobachtungen am Stomata-Längsschnitt S.29

Entwicklungsbeobachtungen am Stomata-Querschnitt S.3o

Alterungserscheinungen der Laubmoos-Spaltöffnungen S.32
Polarisationsoptische Untersuchungen zur Entwicklung der Laubmoos-Spaltöffnungen S.34

Viertes Kapitel: Querschnitts- und Funktionstypen der Laubmoos-Spaltöffnungen S.36

Stomata mit rechteckigem bis trapezförmigem Querschnittsbild S.37
Spaltöffnungen mit elliptischem Querschnittsbild S.37
Spaltöffnungen mit kurz-rechteckigem Querschnittsbild S.38
Spaltöffnungen mit quadratischem Querschnittsbild S.38
Spaltöffnungen mit rundlichem Querschnittsbild S.39
Spaltöffnungen mit ovatem Querschnittsbild S.4o
Spaltöffnungen mit hochovalem Querschnittsbild S.4o
Zusammenfassende Betrachtung der Querschnittsformen der Laubmoos-Spaltöffnungen S.41
Tabelle: Verteilung der Stomata-Querschnittsformen auf die verschiedenen Laubmoosgruppen S.43

Fünftes Kapitel: Übersicht über die Stomata-Verhältnisse in den verschiedenen Laubmoosgruppen
Andreaeales S.45
Buxbaumiales S.45
Polytrichales S.46
Fissidentales S.48
Archidiales S.48
Dicranales S.49
Pottiales S.51
Grimmiales S.52
Funariales S.53
Tetraphidales S.55
Schistostegales S.55
Eubryales S.55
Isobryales S.57
Hookeriales S.59
Hypnobryales S.6o
Hypnales S.62
Tabellen zu den Stomata-Verhältnissen der untersuchten Laubmoosarten S.63

Zusammenfassung und Ergebnisse S.72

Literatur-Verzeichnis S.76

Tafeln und Erläuterungen S.82

Einleitung

Kurzer historischer Abriß der Forschung an Laubmoos-Spaltöffnungen

Spaltöffnungen an Laubmooskapseln wurden erstmals 1811 von TREVIRANUS beobachtet; bis 1841 fand er diese bei einer Anzahl weitere Laubmoose und äußerte die Vermutung, daß sie an der Apophyse der meisten Laubmoose vorkommen. Obwohl die Funktion der Phanerogamen-Stomata schon längere Zeit bekannt war, wurde diese nur zögernd auf die Laubmoose übertragen; so deutete R.BROWN 1819 die übergroßen Stomata von Lyellia crispa als Poren zur Sporenverbreitung. Dieser Ansicht folgte noch 1841 TREVIRANUS mit Vorbehalten: "Es ist leicht möglich, dass die Poren bei den Laubmoosen etwas zur Ausleerung der Saamen aus der Kapsel beitragen mögen, ...ohne dass dieses als ihre einzige oder ganze Bestimmung zu betrachten sein dürfte."(1841,S.312) MEYEN deutete 1830 diese "Hautdrüsen" als Wasserspalten.

SCHIMPER würdigte erstmals 1848 die Stomata der Laubmoose einer grundlegenden anatomischen Betrachtung und gab damit den Anstoß zu einer eingehenderen Beschäftigung mit dieser Materie in der zweiten Hälfte des letzten Jahrhunderts. Hierbei bemühte sich vor allem G.HABERLANDT um die Aufhellung verschiedener anatomischer, funktioneller und ontogenetischer Verhältnisse bei den Laubmoos-Stomata. An diese Untersuchungen knüpften mehrere Bryologen seiner Zeit an.

So verfolgte MAGDEBURG 1886 den Zusammenhang zwischen Assimilisationsgewebe und Stomata-Ausbildung der Laubmooskapsel. Obwohl die Entwicklungsgeschichte des Laubmoos-Sporogons schon früh erhellt und 1876/78 durch KIENITZ-GERLOFF zusammengefaßt worden war und andererseits HUGO v. MOHL schon 1838 erste Beobachtungen zur Stomata-Entwicklung angestellt hatte, die 1842 von NAEGELI fortgesetzt und 1866 von STRASBURGER zusammengefaßt wurden, finden sich ontogenetische Beobachtungen an den Laubmoos-Spaltöffnungen erst relativ spät bei VUILLEMIN 1886.
BÜNGER stellt erstmals 1890 anatomisch-funktionelle Typen der Laubmoos-Stomata zusammen, wobei er den Grundgedanken SCHWENDENERs (1881) folgte.

Darnach schien das Interesse an den Spaltöffnungen der Laubmoose bis zu einer neuen Bryologen-Generation nach der Jahrhundertwende erlahmt zu sein. Erst wieder 1905 behandelte PORSCH diese Materie unter phylogenetischem Aspekt - jedoch in vorwiegend spekulativer Weise. Auch GOEBEL benutzte anschließend (1906-1915) die Moos-Stomata stärker für phylogenetische Betrachtungen, besonders für seine Hypothese der Ableitung der Laubmoose von den Anthocerotalen. Dabei sah er aber - anders als PORSCH - in den Stomata-Sonderbildungen, mit denen sich später 1923 KUHLBRODT eingehender beschäftigte, nicht ursprüngliche, sondern reduzierte Formen. Abschließend faßte LORCH 1931 die Ergebnisse der Stomata-Forschung bei den Laubmoosen zusammen und fügte eigene Beobachtungen hinzu.

Erst wieder 1957 geben PATON & PEARCE eine Übersicht über die Verhältnisse der englischen Laubmoose, ohne jedoch dabei wesentlich Neues zuzufügen.

Die vorliegende Arbeit soll sich besonders mit der bisher nur wenig verfolgten Entwicklungsgeschichte der Laubmoos-Spaltöffnungen, ihrer morphologischen Ausgestaltung und besonders mit ihren Sonderbildungen, deren Vorkommen, Bedeutung und Beziehungen zu anderen Erscheinungen beschäftigen.

Material und Methode

Meinen Untersuchungen lagen etwa 240 Laubmoos-Arten (im fruchtenden Zustand) zugrunde; sie entstammen Aufsammlungen vom Herbst 1966 bis zum Frühjahr 1968 aus Südwestdeutschland und dem anschließenden Alpengebiet.

Ihre Nomenklatur basiert auf dem INDEX MUSCORUM I-IV (1959-1968ff). In der systematischen Einteilung folgte ich ENGLERs Syllabus der Pflanzenfamilien I (1954,12.Aufl.).

Als Präparations-Anleitung diente besonders SCHÖMMERs "Kryptogamenpraktikum"(1949).

Nach der Bestimmung wurden die Moossporophyten im noch frischen Zustand - teilweise mit kleinen Rasenstücken zur Nachbestimmung - in einem von HÖSTER (1960,S.346f) empfohlenen Fixiergemisch konserviert, das etwa dem von LAVDOWSKI (SCHÖMMER,S.36) entspricht.

Nach 1- bis 2-tägiger Fixierung und anschließendem wiederholten Waschen in 70%-igem Alkohol wurden sie in numerierten Kleingefäßen ("Schnappdeckelgläschen") in Alkohol (70%) aufbewahrt.

Von allen Laubmooskapseln wurden Epidermis-Präparate angefertigt, wobei etwa 5 Kapseln median halbiert, Sporensack- und Parenchymgewebe entfernt und die Teilstücke auf einem Objektträger in KAISERs Glyceringelatine eingebettet wurden. Von jungen Sporogonen wurden nach Paraffineinbettung Schlittenmikrotom-Serienschnitte von 8 µm Dicke angefertigt und vor dem Caedax-Einschluß kontrastgefärbt. Diese Färbung folgte HÖSTER (1960,S.347f); die Safraninfärbung wurde jedoch durch die raschere, ebenso effektvolle Glycerinhämalaun-Färbung nach RAWITZ (SCHÖMMER,S.116) ersetzt.

In gleicher Weise wurden Längsschnitte junger Sporogone angefertigt; bei älteren und derberen Sporogonen genügten Handlängsschnitte mit Glycerin-Hämateinalaun-Färbung,in Glyceringelatine eingebettet,zu einer befriedigenden Beobachtung.

Die Stomata-Aufsichtsbilder wurden aus dem Mikroskop, Querschnittsbilder und Entwicklungsstadien nach Mikrophotographien mit dem ZEISS-Photomikroskop gezeichnet.

Erstes Kapitel

Allgemeines Verhältnisse der Laubmoos-Spaltöffnungen

Lokalisierung der Spaltöffnungen

Wie bei anderen höheren Pflanzen treten auch bei den Laubmoosen Stomata nur am Sporophyten auf. Ausnahmen von dieser Regel bilden nur die Schleimspalten des Anthoceros- und die analogen Atemöffnungen des Marchantia-Thallus.

Am Gametophyten der Laubmoose konnten bisher keine Stomata gefunden werden. Beobachtungen von Stomata an der Kalyptra von Encalypta ciliata durch JANZEN (1916,S.263f) konnten bisher nicht bestätigt werden; es dürfte sich dabei wohl nur um besonders geformte Perforationen der Kalyptra gehandelt haben.

Nur bei wenigen Laubmoosen sind die Stomata - wie GOEBEL (1906,S.35f; 1930,S.675,1003f) als ursprünglich für sie annahm - über die gesamte Kapsel verteilt: Bei allen Sphagnen, Encalypta ciliata, Ephemerum sessile, E.cohaerens, Mnium rostratum, Pleu-

ridium (=Sporledera) palustre u.a. (s.Taf.I,1-4).

Bei der überwiegenden Mehrzahl der Laubmoose sind die Spaltöffnungen auf bestimmte Kapselregionen beschränkt:
Auf die Peristomgegend: Ephemerum megalosporum, Orthotrichum affine; auf die Kapselmitte: Encalypta vulgaris, Orthotrichum striatum, Ulota bruchii u.a. (s.Taf.I,5-7).

In der Regel aber sind die Laubmoos-Stomata am unteren Teil der Kapsel, am "Kapselhals" oder der "Apophyse" lokalisiert.

Die Apophyse gehört morphologisch-topographisch, wie auch entwicklungsgeschichtlich der Theka des Sporophyten an und nicht der Seta (HABERLANDT 1886,S.45; GOEBEL 1930,S.533f). Sie ist derjenige Teil der Kapsel, der die Assimilisationstätigkeit übernommen hat und dessen inneres Gewebe dabei zu einem sterilen Gewebe wurde. Wegen der Spezialisierung auf die Assimilisationsfunktion konzentrierten sich hier auch die Stomata; allerdings kann allein durch Vorhandensein und Verteilungsbereich der Stomata die Apophyse nicht hinreichend definiert werden.

Mit ihrer funktionellen Spezialisierung nahm die Apophyse oft stärkehaltige Masse zu, einerseits durch Dickenwachstum:
Splachnaceae, Funaria hygrometrica, Philonotis- und Bartramia-Arten, Buxbaumia, Diphyscium u.a.
andererseits durch Längenwachstum: Oedipodium, Trematodon (Taf.I, 8), Tayloria, Meesia, Amblyodon, Paludella, Plagiobryum, Bryum- und Pohlia-Arten, Zygodon forsteri u.a.
Oft ist die Apophyse nur lokal durch einen R i n g w u l s t verdickt, an den sich meist eine Rinne zur Theka hin anschließt; die Stomata sind hier auf der thekaseitigen Böschung des Wulstes lokalisiert: Ditrichum heteromallum, D.pusillum (s.Taf.I,9). Bei den Polytrichaceen ist diese Rinne zwischen zwei Wülsten eingesenkt und deutlicher; die Stomata besetzen hier die gesamte Rinne und nicht nur deren Böschung (s.Taf.II,1).

Die Apophyse kann auch nur einseitig verdickt sein; dabei kommt es zu einer K r o p f - Bildung, besonders häufig bei den Dicranales: Ceratodon, Cynodontium polycarpum, Kiaeria, Leucobryum.

Auffällig ist, daß diese Apophysen-Sonderbildungen nur bei Gruppen der Acrocarpi auftreten, die Pleurocarpi dagegen einheitlichere, reduzierte Apophysenverhältnisse aufweisen.

Bei der Lokalisierung der Stomata wird zuerst eine Konzentrierung auf die sich vergrößernde Apophysenregion und eine spätere Reduzierung der Apophyse und ihrer Stomata angenommen.

Daraus zog GOEBEL (1930,S.662ff, 1006ff) Schlüsse auf die Ableitung und phylogenetische Entwicklung des Laubmoos-Sporophyten.

Anordnung der Spaltöffnungen

Treten Stomata in größerer Anzahl auf, so sind sie häufig in gewissen Mustern angeordnet. Solche Musterbildung tritt uns bei den Laubmoosen am ausgeprägtesten bei Funaria hygrometrica entgegen, wo JANZEN (1929,S.101) auf einer 1,25 mm breiten Apophyse bis zu 12 Querringe und über 20 Längsreihen von Stomata in regelmäßiger Anordnung beobachtete. Ähnliche Anordnungsmuster konnte ich auch bei Bryum-, Pohlia- und Splachnum-Arten feststellen, wobei allerdings Längsreihen unregelmäßiger und undeutlicher auftreten.

Bei einigen Orthotrichen liegen die kurzen Längsreihen in den Längsfalten der Kapselepidermis. (s.Taf.I,7; II,2)

Bei Abnahme der Stomata-Anzahl erfolgt nicht eine Reduzierung pro Flächeneinheit, sondern es wird die stomatatragende Apophysenzone auf einen schmaleren Gürtel eingeengt, der oft theka- und seltener setawärts scharf begrenzt sein kann. Dieser Gürtel kann bei den Akrokarpen oft mehrere Stomataringe tragen; bei weiterer Verschmälerung bleibt schließlich nur noch ein Ring, in dem bis zu 30 oder 40 Stomata gedrängt liegen können (Lidymodon spadiceus, Barbula unguiculata, Ditrichum heteromallum u.a.), meist aber nur 5-15 Stomata verteilt sind (s.Taf.III). Dieser Stomataring ist ein Hauptanordnungstyp der Akrokarpen mit schmaler Apophyse. Die Pleurokarpen zeigen überwiegend eine ungeregelte Stomata-Verteilung; bei gekrümmten Kapseln (Brachytheciaceae, Rhytidiaceae u.a.) liegen dabei die Stomata gehäuft.

Zu einer Sperreffekt-Musterbildung im Sinne PÜNNINGs (PÜNNING 1953,S.205; P.& SAGROMSKY 1948,S.172ff) kommt es bei den Laubmoosen nicht, da alle Initialen gleichzeitig zur Ausbildung gelangen und keine sekundären Meristemoide vorhanden sind. Die Region der Stomata-Anlagen ist auch hier erblich fixiert.

Anzahl der Spaltöffnungen

Je nach der systematischen Zugehörigkeit und Kapselgröße kann die Anzahl der Stomata zwischen 3-5 und 200-300 pro Kapsel schwanken.

Dabei ist die Stomata-Anzahl nicht in erster Linie direkt von der Apophysengröße abhängig (PATON & PEARCE,1957,S.235f; WATSON 1964, S.85), da Stomata auch auf die Theka-Epidermis reichen oder nur einen schmalen Ring auf einer breiteren Apophyse besetzen können.

Bei der Auszählung der Stomata verschiedener Laubmoos-Arten ergab sich folgendes Bild:

Extrem niedrige Stomata-Anzahlen von 3-5 pro Kapsel konnten nur bei wenigen Laubmoosarten (5% des vorliegenden Materials) festgestellt werden; es handelte sich dabei durchweg um kleine Acrocarpi mit kleinen runden Kapseln: Saelania, Fissidens bryoides, F.pusillus, Schistostega, Seligeria pusilla u.a.

Die Hauptgruppe der untersuchten Moose (ca.5o%) zeigte Stomata-Anzahlen zwischen 5-2o pro Kapsel, wobei man etwa zu gleichen Anteilen Akro- und Pleurokarpe antrifft: Diphyscium, Dicranales, Fissidentales, Pottiales, Grimmiales; Isobryales, Hypnales u.a.

Die nächste Größenordnungsgruppe mit 2o-5o Stomata pro Kapsel (ca.25%) findet sich bei den Encalyptaceae, Mniaceae, Racomitria, Orthotrichaceae, Buxbaumia; vielen Hypnobryalen u.a. Hier liegt auch die Grenze in den Stomata-Anzahlen der Pleurokarpen, denn über 5o Stomata pro Kapsel besitzen bis auf wenige Ausnahmen nur Vertreter der Akrokarpen.

Zur Gruppe mit 5o-1oo Stomata (ca.12%) gehören die meisten Funariaceae, Splachnaceae, Bryales; Polytrichum strictum, P. piliferum; Cratoneurum commutatum, Calliergonella cuspidata u.a.

Zur letzten Gruppe mit 1oo-25o Stomata pro Kapsel (8%) zählen Funaria hygrometrica (JANZEN 1924,S.1o1:max.329! HABERLANDT 1886,S.459: 8o-85 je mm^2), sowie Arten mit stark verlängerter Apophyse: Bryum longisetum, B.capillare, Pohlia longicollis, P.drummondii, Philonotis seriata, Ph.fontana und die Polytrichaceen.

Die Anzahl der Stomata ist nicht streng festgelegt, sondern oft von den jeweiligen Standortsbedingungen abhängig. So besitzen nach SCHÜRMANN (1959) die Licht- und Hydraturverhältnisse z.Zt. der Stomata-Bildung einen deutlichen Einfluß auf die Anzahl der Stomata-Initialen. Allerdings spielt dabei auch die Temperatur eine wichtige Rolle, wie eigene Beobachtungen zeigten: Splachnum sphaericum bildete am natürlichen Standort nur halb so viele Stomata aus wie die Individuen unter feucht-warmen Labor-Bedingungen. Ähnlich verhielt es sich bei Funaria hygrometrica,

nicht ganz so extrem bei Bryum capillare. Encalypta ciliata zeigte im SW-deutschen Raum die Hälfte mehr Stomata als im alpinen Bereich. Auch liegen meine Zahlenangaben fast stets höher als die von PATON & PEARCE (1957, S.249-259) von englischen Laubmoosen.

Laubmoose ohne Spaltöffnungen

Bei etwa 6-8% der Laubmoose fehlen die Stomata; von den 24o beobachteten Vertretern aus SW-Deutschland besaßen 2o Arten (8,6%) keine Stomata. Von den insgesamt 525 Laubmoosarten dieses Raumes sind 3o stomatalos (ca.6%). Von den ca. 9oo Laubmoosarten Europas zeigen 7o keine Stomata (6,5 %).

Daraus ergibt sich folgende Aufstellung:

Andreaeales:	Andreaeaceae:	Andreaea rothii, A.rupestris (6 w.A.)
Polytrichales:	Polytrichaceae:	Atrichum undulatum (5 weitere Arten)
		Pogonatum aloides, P.urnigerum, P.nanum (P.capillare)
Archidiales:	Archidiaceae:	Archidium alternifolium
Dicranales:	Seligeraceae:	(Trochobryum carniolicum)
	Dicranaceae:	Campyloidea: Campylopus flexuosus (6 weitere Arten)
		Dicranodontium denudatum (6 weit.Art.)
		Dicranella heteromalla, D.cerviculata
	Leucobryaceae:	Leucobryum glaucum
Fissidentales:	Fissidentaceae:	Fissidens fontanus
Pottiales:	Calymperaceae:	(Calymperes sommieri)
	Cinclidotaceae:	(4 Arten)
Grimmiales:	Grimmiaceae:	Grimmia montana, (G.atrata)
		(Hydrogrimmia mollis)
		Schistidium alpicola, (Sch.apocarpum fo.rivularis)
Funariales:	Ephemeraceae:	(Nanomitrium tenerum)
	Disceliaceae:	(Discelium nudum)
Tetraphidales:	Tetraphidaceae:	Tetraphis pellucida
Eubryales:	Catoscopiaceae:	Catoscopium nigritum
Isobryales:	Ptychomitriaceae:	(Glyphomitrium daviesii)
	Fontinalidaceae:	Fontinalis antipyretica (14 weit.Art.)
	Cryphaeaceae:	(Cryphaea heteromalla var. aquatilis)
Hookeriales:	Hookeriaceae:	(Cyclodictyon laetevirens)
Hypnobryales:	Leskeaceae:	Anomodon viticulosus

Wie aus dieser Aufstellung ersichtlich, treten stomatalose Laubmoose in allen systematischen Gruppen auf; Akro- und Pleurokarpe besitzen daran etwa gleichen Anteil

Einen auffällig großen Teil stellen die W a s s e r - m o o s e , oder solche, die wenigstens zeitweilig untergetaucht leben (MOENKEMEYER "Bryales" in PASCHER "Süßwasserflora..." 1914). Auch bei höheren Wasserpflanzen oder submersen Organen läßt sich allgemein das Fehlen von Stomata feststellen (schon UNGER 1833).

Eine weitere Gruppe stomataloser Moose setzt sich zusammen aus E i n z e l v e r t r e t e r n kleiner, oft systematisch isolierter, urtümlicher Gruppen: Andreaea, Archidium, Tetraphis, Catoscopium, Discelium u.a.
sowie aus geographisch isolierten R e l i k t v e r t r e t e r n tropischer oder subtropischer Gruppen: Calymperes, Glyphomitrium, Cryphaea, Cyclodictyon, Trochobryum, Nanomitrium u.a.

Eine letzte Gruppe präsentiert h e i m i s c h e Einzelvertreter oder Gattungen: Angehörige der Polytrichaceae, Dicranaceae, Grimmiaceae, Anomodon viticulosus u.a.
In diesen Gruppen scheint, ähnlich wie bei den wasserlebenden Varietäten das Fehlen der Stomata noch nicht ganz obligat zu sein; so kann man in Rasen der Grimmia-Arten noch Kapseln mit Stomata beobachten (LOESKE 1930)

Es ist bemerkenswert, daß nicht wenige der stomatalosen Moose K l e i n e , runde, dunkelgefärbte K a p s e l n besitzen: Catoscopium, Archidium, Discelium, Nanomitrium (1/4-1/2 mm Ø) Die meisten Arten mit ähnlich kleinen Kapseln zeigen jedoch Stomata, wenn auch in geringer Anzahl, z.B. auch Schistostega, dem solche lange abgesprochen wurden (noch GOEBEL 1930, S. 1023).

Das Fehlen der Stomata läßt sich nicht mit anderen Reduktionserscheinungen der Kapsel, z.B. des Peristoms, parallelisieren; so besitzen alle Kleistokarpen und auch gymnostome Moose (bis auf Nanomitrium!) Stomata, oft in geringer Anzahl. (Andreaea und Archidium sollen hier wegen der besonderen Kapselverhältnisse nicht berücksichtigt werden). Alle stomatalosen Laubmoose zeigen also weithin normale Kapselverhältnisse und die meisten auch gewöhnliche Kapselgrößen.

Das Verschwinden der Stomata beruht wohl in erster Linie auf zahlenmäßiger Reduktion, wie dies sicher für Vertreter mit kleinen oder mittleren Kapseln zutrifft (z.B. Grimmia-Arten)

oder für die wasserlebenden Varietäten.
Doch darf man wohl auch KUHLBRODTs Ansicht (1923,S.393) von der "Rückverwandlung" der Stomata- in Epidermiszellen nicht ganz zurückweisen, besonders bei stomatalosen Moosen mit größeren Kapseln; so fand ich bei Campylopus flexuosus oder auch Leucobryum die an Stomata-Initialen und -rudimente erinnerten, beim nahestehenden Dicranum scoparium dagegen epidermiszellähnliche Stomata (s.Taf.X,4-6).

Stomatalose Kapseln besitzen, besonders im Jugendstadium, eine dünnwandige Epidermis, der das Assimilisationsgewebe häufig ohne Lufträume anliegt (STEPPUTAT & ZIEGENSPECK 1929). Versuche von GOEBEL (1930,S.662f), bei denen sich junge Sporogone von Tetraphis und Atrichum in Nährlösung weiterentwickelten, machen deutlich, daß durch die dünne Epidermis ein hinreichender Gasaustausch möglich sein dürfte. Bei Arten mit kleinen Kapseln mag auch allein die chloroplastenführende Epidermis zur Versorgung hinreichen.

Form der Spaltöffnungen

Im Normalfall sind die Stomata der Laubmoose o v a l geformt, mit Ausrichtung in der Längsachse der Kapsel. Oft sind sie an beiden Polen eingekerbt. Diese Einkerbungen sind bei kleineren Stomata ohne markantes Wachstum der Schließzellen oder solchen ohne Trennwand oft verwischt oder fehlen ganz.

Oft trifft man an derselben Kapsel neben ovalen Normalstomata solche mit r u n d e m Umriß an, die meist im apikalen Apophysenteil liegen. Neben diesen können hier auch Stomata auftreten, die breiter als lang, also q u e r o v a l geformt sind. Solche Stomata wurden in allen Laubmoosgruppen, besonders bei Arten mit rundlichen Kapseln beobachtet (ca.50 Arten).

Im Gegensatz dazu findet man in der Setagegend häufig langgestreckte Stomata, die auch für lange Kapseln typisch sind.

Viele Laubmoose besitzen statt der abgerundeten deutlich v i e r e c k i g e oder polygonale Stomata (s.Taf.V+VI); bei ca. 40 Arten, überwiegend Acrocarpi. Meist sind die eckigen Stomata zartwandig, seltener verdickt; bei Hookeria sind sie queroval.

Bei einigen Laubmoosen finden wir a s y m m e t r i s c h e Stomataformen, wobei beide Schließzellen gegeneinander

verschoben sind, was besonders für die Dicrana und viele Pleurocarpi auffällig ist. Andererseits können die Schließzellen durch ungleiche Teilung verschieden groß sein (Taf.VI,5-8).

Für diese stark variierende Ausbildung der im embryonalen Stadium einheitlich geformten Stomata muß man wohl Einwirkungen der Kapselausbildung verantwortlich machen, durch deren Wachstumsvorgänge die Stomata sekundär im Verband der Epidermiszellen mechanisch und passiv verändert werden. Bei runden Kapseln oder in der Nähe des ausgerundeten Urnenansatzes werden sie rundlich bis queroval verformt, in Scheitelnähe bei gestreckten Epidermiszellen und bei langen Kapseln mit verstärktem Streckungswachstum dagegen langoval. An einer Kapsel mit zahlreichen, verteilten Stomata können somit unten mehr langgestreckte,im Apophysenmittelteil normal-ovale und im apikalen Teil rundliche bis querovale auftreten (Beobachtung bei über 5o Arten). Bei nur einem Stomataring treffen wir entsprechend einheitliche Verhältnisse an. Die Lage der Stomata auf der Apophyse hat somit einen starken Einfluß auf deren Formausprägung, der hauptsächlich mechanischer Natur ist und seine Ursache im unterschiedlichen Kapselwachstum hat. Bei den Stomata mit eckigem Grundriß passen sich die Stomata der Form des Epidermisverbandes noch deutlicher an.

Form des Stomata-Porus

Auch die Formausprägung des Stomata-Porus ist variabel, läßt sich jedoch deutlicher auf bestimmte systematische Gruppen der Laubmoose festlegen. Seit HABERLANDT unterscheidet man zwei Haupttypen:"Kurz- und langporig" (noch PATON & PEARCE 1957,S.231ff), bzw. "Eng- und weitporig" (BÜNGER 189o,S.194f).

Unter L a n g p o r i g e n Stomata wollen wir solche verstehen, deren Spaltlänge mindestens die Hälfte der Stomatalänge beträgt. Dabei ist der Porus spaltförmig mit weitgehend parallel verlaufenden Wänden und abgerundeten Enden; BÜNGER nannte sie"weitporig" wegen ihrer größtmöglichen Öffnungsweite. Wir finden solche Stomata nur bei einigen Gruppen der Akrokarpen (ca. 5o Arten der beobachteten Laubmoose; 2o%): Bryales (außer Mniaceae!) Funariales, Timmiales und Polytrichales.

Die nächste Gruppe, die PATON & PEARCE (1957,S.239) zu den langporigen einreihten, zeigt einen s p i n d e l f ö r m i g e n Porus von 1/3 bis halber Stomalänge mit spitz zulaufenden Enden.

Hierher gehören zu gleichen Teilen Acro- und Pleurocarpi mit großen Stomata (ca.4o beobachtete Arten; ca.15%): Viele Dicranales und Pottiales (Encalyptaceae!), Mniaceae, Cratoneuraceae, viele Orthotrichaceae und Amblystegiaceae u.a. (Taf.III,4;IV,4+6, u.a.)

Mit der Stomata-Verkleinerung geht der spindelförmige Porus über eine oval-abgerundete Form in den r u n d p o r i g e n Typ über, den ich bei der Mehrzahl der beobachteten Laubmoose verfolgen konnte (ca.15o Arten; 6o-7o%) s.Taf.VII,1 u.a.): Die meisten Pleurocarpi, viele Dicranales, Pottiales, Fissidentales, Grimmiales u.a. Der Porus ist hier oval bis rund geformt und besitzt bis 1/3 der Stomatalänge. Der spindelförmige Porus ist als Übergangs- oder Modifikationstyp dieser Porusform zu verstehen.

Eine Sonderform der rundporigen sind die q u e r p o r i g e n Stomata,die als Einzelformen bei einigen rundporigen Vertretern zu beobachten waren (ca.2o Arten; s.Taf.Vi,1o;VII,6). Sie verdanken ihr Zustandekommen einer extremen Formveränderung durch das Kapselwachstum und sind daher meist breiter als lang.

Auch die Porusformen sind oft innerhalb derselben Sippe oder auf derselben Kapsel nicht einheitlich: So treten bei Splachnum sphaericum oder Sp.ovatum langporige und ovalporige auf; bei Tetraplodon sind die Stomata gegenüber Splachnum durchgehend kurzspindelporig, bei Bryum bicolor und Epipterygium sogar gegenüber den übrigen langporigen Bryales rundporig ausgeformt; Mnium marginatum ist innerhalb der spindelporigen Mniaceae langporig.

Neben dem formverändernden Einfluß des Kapselwachstums läßt sich deutlich eine Porusreduktion von den langporigen zu den rundporigen Stomata feststellen, bedingt durch Wachstumsunterdrückung des gesamten Stomata-Aparates und damit auch des Porus; so sind die rundporigen Stomata meist kleiner und in der Anzahl und anderen Merkmalen deutlich gegnüber den langporigen reduziert. BÜNGER (189o,S.196) deutete schon früh die Rundporigkeit als Mittel zur Transpirations-Herabsetzung.

Größe der Spaltöffnungen

Die Stomata der Laubmoose variieren ebenfalls stark in ihren Größenabmessungen, die zwischen 2o x 25 µm (Hypnaceae) und 7o x 1oo µm (Polytrichum commune) schwanken. Auch hier lassen sich oft grobe Zuordnungen zu den systematischen Gruppen treffen.

Es ergab sich folgende Abmessungsgruppierung der Stomata:

S e h r k l e i n e S t o m a t a : 2o x 25 µm bis 25 x 3o µm; Abmessungswerte unter 3o µm; Fläche 4oo-6oo µm.
In diese Gruppe mit über 45 beobachteten Arten (2o%) fällt die Hälfte der Pleurocarpi (bes. Hypnales), aber nur etwa 12 Arten, meist von kleinem Wuchs, der 16o Acrocarpi.

K l e i n e S t o m a t a : 25 x 3o bis 3o x 35 µm; Werte um 3o µm; Fläche 6oo-1ooo μm^2. Hierzu sind etwa 5o Arten mit gleichen Verhältnisanteilen von Acro- und Pleurocarpi (2:1) zu stellen; bei den Acrocarpi sind auch hier mehr die kleinwüchsigen Arten (z.B. Grimmiaceae) vertreten.

M i t t e l g r o ß e S t o m a t a : 35 x 4o bis 4o x 45 µm; Werte um 4o µm; Fläche 1ooo-15oo μm^2. Etwa 6o Arten der Acro- und Pleurocarpi (2:1) wurden in dieser Gruppe registriert.

G r o ß e S t o m a t a : 4o x 45 bis 5o x 55 µm;Werte um 4o-5o µm; Fläche 15oo- 22oo μm^2. In dieser Gruppe sind die Acrocarpi deutlich überwiegend mit über 3o Arten vertreten (bes. Bryales, Encalyptaceae u.a.), die Pleurocarpi nur noch mit 3 Arten (Hookeria, Thuidium tamariscinum, Plagiothecium undulatum).

S e h r g r o ß e S t o m a t a : 5o x 6o bis 7o x 1oo µm; Werte über 5o µm; Fläche 22oo-5ooo μm^2. Hierher gehören ausschließlich Arten der Akrocarpi (ca.2o).

Einige systematische Gruppen sind hierbei auf eine Größenkategorie beschränkt: Hypnaceae (kleinste), Grimmiaceae (kleine), Orthotrichaceae und Cratoneuraceae (mittlere), Bryaceae und Mniaceae (große) Polytrichaceae (sehr große).
Die meisten Laubmoosgruppen verteilen sich über 2 oder 3 Größengruppen (die Pleurocarpi allgemein über die ersten drei).
Nur wenige sind in 4 Größengruppen vertreten: Fissidentaceae (kleinere), Pottiaceae (größere).

Die Stomatagröße kann allerdings je nach Umwelt- und Entwicklungsbedingungen bei derselben Art innerhalb gewisser Grenzen schwanken. Auch läßt sich die Stomatagröße nicht einheitlich und eindeutig mit der Kapselgröße korrelieren. Ferner schwanken die Stomata-Abmessungen auch an einer Kapsel, wobei sie in den Apophysenrandzonen meist kleiner sind (s.Taf.II,2).

Die Epidermis der Stomata-Umgebung

Die Spaltöffnungen der Laubmoose besitzen keinerlei morphologisch oder funkionell spezialisierte Nebenzellen; wir haben somit nach SOLEREDER (1899,S.912f) "Spaltöffnungen ohne Nebenzellen" vor uns. Bei der Stomatogenese gehen aus der Mutterzelle nur die beiden Schließzellen hervor; es handelt sich hier nach FLORIN (1934,S.14ff) um den "haplocheilen" Stomatatyp, wobei alle umgebenden Epidermiszellen eigenen Ursprungs und nicht ontogenetisch mit dem Stoma verbunden sind; PRANTL prägte hierfür 1872 den Begriff des "direkten" Typs der Stomata-Entwicklung; FLORIN (1933,S.14) spricht von"perigenen" Nachbarzellen. Bei genauerer Definition müßte man allerdings von einem "mesoperigenen"oder "hemisyntetocheilen"Typ (MAROTI,1961,S.51) sprechen, da stets eine Epidermiszelle von der Stomata-Initiale abstammt, und zwar als Schwester- oder Restzelle der Mutterzelle ("Ranunculaceen-Typus" nach VESQUE 1883/85).

In der Ausprägung der umgebenden Epidermis sind bei den Laubmoosen zwei Gruppen zu unterscheiden:

1. Die Epidermiszellen sind langgestreckt und biegen seitlich um die Stomata herum, bzw. werden durch dieselben zur Seite gedrängt: "parazytischer Typ" (METCALF & CHALK 1957,S.XV) Taf.IV,1ff. Dieser Typ tritt besonders da auf, wo die Epidermis langzellig ausgebildet ist und die Apophyse wenig gegenüber Theca oder Seta in ihrer Epidermisstruktur hervortritt (z.B. Dicranales; Taf.IV, 2-5; XXXII,8). Oft sind die Stomata hierbei eckig geformt mit meist spindelförmigem Porus.

2. Die Epidermiszellen sind kürzer und ordnen sich um die Stomata in einem radiären Kranz an; dies ist bei den meisten Laubmoosen der Fall. Die Apophyse hebt sich hier mit kürzeren, eckigen bis rundlichen Zellen deutlich von Theka und Seta ab.

Die einfachste Garnitur der Epidermisnachbarzellen bei den Laubmoosen besteht aus 2 apikalen, 2 lateralen und einer basalen Kranzzelle: "Penta-zytisches"(METCALF & CHALK,loc.cit.) oder "Sechser-Stoma" (ZIMMERMANN u.a. 1953,S.228ff).
Im Übergang zur Kranzbildung teilen sich die lateralen Zellen; dies konnte verschiedentlich einseitig beobachtet werden (Taf. IV,8). Die Epidermiskranzzellen können auch nochmals konzentrisch geteilt werden, sodaß statt des "monozyklischen" ein "di- oder amphizyklisches" Stoma entsteht (FLORIN 1931), z.B. Bryum

capillare (s.Taf.IV,9;V,5 u.a.). Bei vielen Pleurokarpen, z.B. den Hypnaceae, ist keinerlei Zuordnung der Epidermiszellen zu erkennen: "Anomoztisch" (METCALFE& CHALK, loc.cit.) oder "azyklisch" (MAROTI 1951,S.48) Taf.V,6; u.a.)

Die Tatsache, daß die Apophysen-Epidermis anderen Kapselteilen gegenüber oft kleinere, isodiametrische Zellen aufweist, mag von der verstärkten Teilungstendenz bei der Stomatogenese herrühren. Daneben strecken sich die Zellen hier meist nicht mehr so stark, da die Apophyse Wachstum und Differenzierung früh abschließt; so besteht auch bei jungen Sporophyten kein Unterschied zwischen Apophysen- und Kapselepidermis.

Aus den vorausgehenden Beobachtungen legt sich eine Umwandlung der Epidermis-Umgebung etwa in folgender Weise nahe: Gestreckte, um das Stoma gekrümmte Epidermiszellen (Anthoceros) - Teilung der gestreckten Epidermiszellen bzw. Verkürzung (Rhynia, Psilotum) - Vermehrung und Kranzbildung (Grimmiaceae u.a., auch Angiospermen, s.SOLEREDER 1908,S.322f) - doppelte Kranzbildung Bryum capillare:u.a.) - ungeordnete Epidermis-Umgebung (Hypnum).

Aus dem Verband der Kranzzellen hebt sich meist basal eine größere dreieckige oder trapezförmige Zelle hervor: die S c h w e s t e r z e l l e (BÜNNING & SAGROMSKY 1938,S.152), die mit der Mutterzelle aus der Stoma-Initiale hervorging. Selten ist sie nochmals quer-oder längs geteilt.

Die Epidermiszellen schwanken in ihrer Größe zwischen 10-20 x 20-30 µm, entsprechen also weithin der Größe einer Schließzelle (PATON & PEARCE 1957,S.235). Bei wenigen Arten erreichen die Epidermiszellen etwa die Größe des Gesamtstomas (Fissidens Taf.V,7); häufiger besitzen sie nur die Größe einer halben Schließzelle. Bei den Polytrichaceen und Blindia sind sie extrem klein (Taf.V,3). Meist stehen sie in einem deutlichen Wechselverhältnis zu den Stomata: bei kleinen, rundporigen Stomata sind auch die Epidermisnachbarzellen kleiner, bei größeren Stomata größer (max. 25 x 35 µm), bei breitovalen sind sie meist breiter als lang, Zur Seta hin werden sie ebenfalls kleiner und schmäler, umgekehrt verhalten sie sich meist zur Theka hin.

Allgemein sind die Epidermiszellen der Laubmoose, anders als bei vielen höheren Pflanzen, kleiner oder höchstens ebenso groß wie die Stomatazellen.

Erhabene und eingesenkte Spaltöffnungen

Die Mehrzahl der Laubmoos-Stomata liegt in einer Ebene mit der Epidermis.

Große, langporige Stomata sind durch ihre Eigenform oft etwas über die Epidermis e r h a b e n ("mastopor" ROSELT & SCHNEIDER 1969,S.23) auch "schildförmige" Stomata: Funariaceae, Bryales, Polytrichaceae u.a. Sie wurden bei ca. 35 Arten, besonders bei Moosen feuchterer Standorte beobachtet. Bei den Splachnaceen sind an der Emporhebung oft auch die strahlenförmig verlängerten Epidermiszellen beteiligt.

Bei etwa 4o Arten waren die Stomata gering mulden- oder schalenförmig e i n g e s e n k t .

Extrem eingesenkte Stomata, die eine ä u ß e r e A t e m h ö h l e bilden, finden wir bei den Laubmoosen in zwei Typen: 1. Die Epidermiszellen liegen im Epidermisniveau; nur die Epidermis-Kranzzellen wachsen einzeln papillenartig aus, wobei sie sich oft nochmals teilen und einen kraterförmigen Ring um das Einzelstoma bilden (bes. bei Orthotricha). Taf.XXVI,3-8.

2. Die Stomata liegen im Niveau der Subepidermis,und die gesamte Epidermis bildet einen hochzelligen geschlossenen Verband darüber: Mniaceae, Mniobryum,Hedwigia, Thuidium u.a.(Taf.XXV)

Von den 52o Laubmoosen SW-Deutschlands zeigen ca.35 Arten eingesenkte Stomata. Seit MILDE (1869,S.51f) werden die eingesenkten Stomata als "kryptopore" den "phaneroporen" Normalstomata gegenübergestellt. Wie schon IMMICH 1887 (S.473) feststellte, erfolgt die Einsenkung der Stomata stets passiv durch Überwucherung. Die beiden Formen der Einsenkung bei den Laubmoosen könnte man als "orthotrichoid" und "mnioid" kennzeichnen.

Nicht immer ist die Einsenkung der Laubmoos-Stomata ökologisch bedingt, da wir sie häufig auch bei Moosen feucht-schattiger Standorte antreffen (Mniaceae). HABERLANDT (1886,S.471) deutete deshalb auch diese Einsenkung mehr als Transpirationsschutz wegen des reduzierten Assimilisations-Gewebes als wegen der ökologischen Bedingungen.

Zusammenfassende Betrachtung zu den allgemeinen Verhältnissen der Laubmoos-Spaltöffnungen

Bei vergleichender Betrachtung der allgemeinen Stomata-Verhältnisse wird eine Divergenz zwischen akrokarpen und pleurokarpen Laubmoosen deutlich, wobei die Pleurokarpen eine einheitlichere Gruppe bilden. Bei den Akrokarpen dagegen sind die Verhältnisse uneinheitlicher; es heben sich dabei einige Untergruppen heraus:

Laubmoose mit langporigen Stomata, die auf einer deutlich abgesetzten und wohlausgebildeten Apophyse eine Großzahl großer Stomata mit relativ wenigen Reduktionserscheinungen zeigen.

Spindelporige Laubmoose, deren Stomata in Größe und Anzahl deutlich abnehmen, aber eine relativ große Fläche besetzen.

Rundporige Laubmoose, deren Stomata in geringer Anzahl nur einen oder zwei Ringe auf schmaler Apophyse besetzen und zahlreiche Reduktionserscheinungen zeigen.

Diese rundporigen Stomata dominieren bei den Pleurokarpen (neben wenigen Gruppen mit spindelporigen Stomata); nur sind sie hier meist noch kleiner, zeigen aber allgemein eine größere Anzahl und sind meist unregelmäßig über die undeutliche Apophyse verteilt; auch zeigen sie mehr Reduktionsformen.

Zweites Kapitel

Fehlbildungen der Laubmoos-Spaltöffnungen

Anhand des beobachteten Materials sollen in einer Übersicht die bei den Laubmoos-Stomata verbreiteten Fehlbildungen dargestellt und in Gruppen eingeordnet werden. Fehlbildungen sind bei Laubmoosen schon lange bekannt (TREVIRANUS 1841, S.311; SCHIMPER 1848, S.65f; HABERLANDT 1886; BÜNGER 1890 u.a.); neben verstreuten Bemerkungen findet man aber nur selten Ansätze zu einer Typisierung (HABERLANDT 1886, S.472ff; PORSCH 1905, S.38ff; KUHLBRODT 1923, S. 379ff). Stomata-Fehlbildungen treten nicht nur bei Laubmoosen, sondern auch bei höheren Pflanzen und zwar in derselben Ausprägung auf (GERTZ 1919; KUHLBRODT 1923, S.390ff; Porsch 1905, S.53f; WILHELM 1885; NEUBAUER & APANDI 1959 u.a.).

Ungeteilte Spaltöffnungen

Ungeteilte Spaltöffnungen finden sich in allen Gruppen der Laubmoose; sie gehören zu den häufigsten Fehlbildungen und wurden bei ca.1oo Arten (4o%) beobachtet. Sie treten meist in der setanahen, oft in der apikalen und nur selten in der Mittelregion der Apophyse auf; damit gehören sie überwiegend zur Garnitur der erst- oder letztgebildeten Stomata, deren ontogenetische Potenz wohl zu einem weiteren Teilungsvorgang nicht hinreichte. Bei den ungeteilten Stomata im mittleren Apophysenbereich könnte es sich um gehemmte Stomata-Initialen im Sinne BÜNNINGs handeln. WEHRMEYER(1961,S.6) spricht hier von der "Persistenz der Mutterzelle".
Ungeteilte Stomata sind anhand einiger Kriterien gut anzusprechen: Sie sind gegenüber den eckigen Epidermiszellen oval bis rundlich geformt, zeigen eine zarte Eigenwandung und oft einen deutlichen Epidermiskranz. Sie sind größer als die Epidermiszellen und kleiner als die Normalstomata, aber oft im Alter wie diese gebräunt. Im Querschnitt heben sie sich durch ihr deutlich vergrößertes, abgerundetes Lumen hervor, das dem Zuwachs eines Normalstomas entspricht, aber tiefer in die Subepidermis hinabreicht und keine innere Atemhöhle zuläßt (vgl.Taf.VII,1-3).

Quergeteilte Spaltöffnungen

Eine ebenfalls häufig vertretene Fehlbildung stellen die quergeteilten Stomata dar, bei denen die Trennwand schräg oder quer zur Kapsel-Längsachse verläuft; sie wurden bei ebenfalls etwa 1oo Arten registriert(4o%); 4o Vertreter davon gehören zu den Pleurokarpen (Taf.VII,4-1o).

Daß es sich hierbei nicht um quer- oder schrägliegende Stomata wie auf der Blattfläche vieler höherer Pflanzen handelt, sondern um eine unregelmäßige Trennwand-Orientierung, zeigt sich an dem in Längsrichtung gestreckten Stoma-Apparat ; auch liegt die Schwesterzelle hier basal und nicht, wie beim querorientierten Stoma zu erwarten, lateral.

Bei Bildung der quergeteilten Stomata dreht sich die Teilungsspindel nicht im rechten Winkel zur Initialenteilung (in Mutter- und Schwesterzelle), sondern verläuft parallel dazu; bei den schräggeteilten erfolgt nur eine unvollständige

Spindeldrehung als Übergangserscheinung.
KUHLBRODT (1923,S.38of) machte dagegen für das abweichende Teilungsverhalten den Einfluß der Epidermisnachbar-Zellwände verantwortlich, da häufig zu beobachten ist, daß sich schrägorientierte Trennwände in die Wände von Epidermisnachbarzellen fortsetzen. Doch ist hierbei eher umgekehrt mit einem Einfluß der Stomata auf die Epidermiszellen zu rechnen, da sich diese früher differenzieren.

Quer- und schräggeteilte Stomata treten meist gemischt mit Normalstomata auf und liegen in Setanähe, seltener zur Urne hin. Es kann auch ein Großteil der Stomata-Ausrüstung aus quergeteilten bestehen: Fissidens taxifolius (fast alle), F.osmundoides (die meisten), F.cristatus (die Hälfte), Ditrichum heteromallum (2/3); ferner treten quergeteilte Stomata gehäuft bei Grimmiaceen, Brachytheciaceen und Hylocomiaceen auf. Bei langporigen Stomata sind sie kaum anzutreffen. Ihr Auftreten scheint mit einem schlecht ausgebildeten Assimilisationssystem verbunden zu sein (KUHLBROTD, loc.cit.), doch dürften sie noch voll funktionsfähig sein, da z.B. bei Azolla filiculoides alle Stomata quergeteilt (und querporig) sind (STRASBURGER 1873,S.31f).

Spaltöffnungen ohne Porus

Laubmoos-Stomata ohne Porus besitzen eine ungeteilte Trennwand, die höchstens noch die Andeutung eines Spaltes durch Verdickung der Porusregion zeigt (s.Taf.VII,3-5;VIII,7+1o).

Solche Stomata wurden bei ca.6o Arten registriert (25%), wozu fast die Hälfte der Pleurokarpen gehören; bei den Acrocarpi sind sie nur in wenigen Gruppen häufiger vertreten (Racomitria, Polytrichaceae). KUHLBRODT erklärte (1923,S.381f) diese Fehlbildungen zu den häufigsten der Laubmoose; dies ließ sich an den untersuchten Arten nicht bestätigen, ebenso wenig seine Feststellung, es würde hier keine innere Atemhöhle angelegt.

Auch die poruslosen Stomata treten mehr in den Grenzzonen der Apophyse auf, mit anderen Fehlbildungen oder Normalstomata gemischt. Sie sind im Entwicklungsstadium der Porus-Differenzierung stehengeblieben. Durch ständige Porus-Reduktion kann ihre Form von den Normalstoma abgeleitet werden (s.Taf.XVI,2a-i) und auch zu weiteren Fehlbildungen hinleiten: durch stetige Wandverdickung zu den "epidermisartigen" und durch völlige Wandresorption zu den "sekundär" ungeteilten Stomata (Taf.X,1,4-6).

Bei Dendroligotrichum dendroides (KUHLBRODT,loc.cit.: 45o Stomata!) und bei den Sphagna besteht die gesamte Stomata-Ausrüstung aus poruslosen Stomata, die GOEBEL 193o,S.1o23) als "gehemmte Spaltöffnungen", PORSCH (19o5,S.145) als ursprüngliche Orimente verstand.

Epidermiszellähnliche Spaltöffnungen

Diese Stomataform ist bei den Laubmoosen seltener zu beobachten; sie sollen nur im Anschluß an das Vorausgehende und der Vollständigkeit halber erwähnt sein. Sie dürften durchaus häufiger vorkommen, besonders bei großkaspeligen, stomatalosen Arten,sind aber wegen ihrer Epidermisähnlichkeit schwer zu markieren. Ich konnte sie lediglich bei einigen Dicranales, Fissidens und wenigen anderen sicher ausmachen. Sie sind mehr in Setanähe lokalisiert und meist eckig geformt.

Spaltöffnungen aus einer Schließ- und einer Epidermiszelle

Diese eigentümliche Stomata-Sonderbildung ist aus einer normalen Schließzelle und einer Epidermiszelle "komponiert" und meist mit einem einseitigen Porus versehen. Ich habe solche Stomata bei ca. 1o Arten beobachtet; bei Thuidium delicatulum waren 1/3 der Stomata in dieser Weise zusammengesetzt; bei Mnium rostratum und Desmatodon waren die Epidermiszellen nochmals geteilt.

Die Deutung ihrer Ontogenie ist recht problematisch,doch dürfte es sich hier um die "Umdifferenzierung einer prospektiven Schließzelle zur definitiven Epidermiszelle" handeln, womit gleichzeitig ausgedrückt ist, daß die Determinierung von Schließ- und Mutterzellen bei den Laubmoosen nicht absolut fixiert sein muß (WEHRMEYER 1961,S.6f).

Bei höheren Pflanzen wurden dergleichen Fehlbildungen häufig an Keimblättern (WEHRMEYER 1961, NAPP-ZINN 1966,S.87;u.a.) und an Gallen beobachtet (GERTZ 1919,S.331f).

Spaltöffnungen ohne Trennwand

Zur Ausbildung dieser Fehlbildungen kommt es, wie schon oben (S.17) angedeutet, durch völlige Resorbtion der Trennwand. Dabei entstehen "sekundär"-ungeteilte Stomata, die sich von den "primär" unge-

teilten dadurch unterscheiden, daß an den Stoma-Polen die Ansatzstellen der Trennwände als kleine Vorsprünge erhalten bleiben. In ihrer Größe entsprechen sie stark den Normalstomata (Taf.VII,9).

Im Querschnitt zeigen sie gegenüber den echt-ungeteilten eine innere Atemhöhle und eine flachere Form (Taf.IX,3). Sie treten relativ selten und meist bei Laubmoosen mit zartwandigen oder großen Stomata auf; bei Oxyrhynchium swartzii konnte ich an quergeteilten Stomata einer Kapsel deutlich den Fortgang der Porus-Reduktion bis zur Trennwand-Resorbtion verfolgen (Taf.VIII).

Fusionierte oder einzellige Spaltöffnungen

Bei dieser Stomaform bleibt bei der Trennwandresorption der Porus erhalten; so entsteht ein Stoma aus einer verschmolzenen oder "fussionierten", ringförmigen Schließzelle, die einen "freien" Porus umgibt, der nur mit der Innen- und Außenwand des Stomas verbunden ist. SCHIMPER (1848,S.65) hielt diese einzellige Form für die Normalform der Laubmoos-Stomata (noch PRANTL 1872; evtl. auch KUHLBRODT 1923,S.367f), da sein Beobachtungsmaterial zufällig häufig diesen Typ repräsentierte. Später erkannte man, daß diese Form einheitlich bei den Funariaceen vertreten ist und nannte sie daher "Stomata funaroidea".

HABERLANDT(1886,S.464) machte hier die ersten ontogenetischen Studien an Laubmoos-Stomata und stellte fest, daß die Trennwände nach der Schließzellenteilung und Porusanlage wieder resorbiert werden. Genauere Beobachtungen zeigen, daß die Trennwand nicht ganz fertiggestellt wird, sondern in den inneren Polecken eine Lücke bleibt, von wo dann die Resorption ausgeht. Von dieser Entwicklung her läßt sich auch der ungestört ovale Umriß der Funaria-Stomata verstehen. CAMPBELL (1918,S.212) versuchte die Genese anders zu erklären, daß nämlich die Trennwand hinter der Stomata-Streckung zurückbleibt und abreißt.

Einzellige Stomata treffen wir bei vielen Polytrichaceen, Buxbaumia aphylla u.a., allerdings nicht so einheitlich wie bei den Funariaceen. Bei anderen Laubmoosen beobachtete ich an einigen Stomata auch einseitige Resorptionen der Trennwand (PRANTL 1882,S.3ooff: "Stomata applicata" gegenüber normalen "Stomata suspensa" und fussionierten "Stomata libera"). In Einzelfällen war die Trennwand sekundär verdickt (Taf.IX,2-6). Einzellige Stomata wurden bei ca.25 meist akrokarpen Arten beobachtet.

Mehrlings-Spaltöffnungen

Hatten wir bisher Fehlbildungen mit Mangelerscheinungen, also gewissermaßen "depauperierte" Formen betrachtet, so sollen nunmehr Stomata mit hypertrophierter Ausrüstung, also mehr "luxurierende" Formen besprochen werden.

Der einfachste Fall sind hier die **M e h r l i n g s** - (Zwillings-, Drillings- usw.) - Bildungen aus direkt aneinanderstoßenden Stomata; PRANTL (loc.cit.) spricht hier von "Stomata conjugata". Sie dürften ihr Entstehen unmittelbar nebeneinanderliegenden Initialen verdanken (Taf.XIX,1;XX,2). Für diese Deutung sprechen solche Fälle, bei denen die zugehörigen Stomata gegeneinander versetzt sind (Taf. XI,3), dicht gruppiert liegen (Taf. III,3) und wo jedes Stoma seine Eigenständigkeit behalten hat (Bildung individueller Sonderformen u.a.; s.Taf.XVI,9). Es trifft demnach nicht zu, daß sich die Einzelschließzellen in ihrer Weiterentwicklung wie Mutterzellen verhalten und sich nochmals längs teilen, wie bisher oft angenommen wurde.

Mehrlingsstomata habe ich bei ca.35 Arten in allen Laubmoosgruppen festgestellt; sie liegen gemischt zwischen den Normalstomata und treten meist als Zwillings-, weniger als Drillings- und selten als Vierlingsbildungen auf. Ein Sonderfall liegt da vor, wo alle Stomata einen dichtgedrängten Ring bilden (Taf. III,2) oder in Nestern gruppiert sind (Taf.III,3). KENDA & THALER beobachteten sogar Spaltöffnungs-Siebenlinge an der Blütenepidermis von Aristolochia grandiflora (1953).

Neben diesen "lateralen" (nebeneinanderliegenden) treten auch hinter- oder übereinanderliegende, "seriale" (WEHRMEYER 1961,S.5) Mehrlings-Stomata auf; sie wurden bei ca. 25 Arten (teils denselben)beobachtet. (Taf.XII,1-5). Bei ihrer Bildung wurde die Schließzelle zum Stoma anstatt zur Epidermiszelle. (ähnlich BÜNNING & BIEGERT 1953,S.21 bei Allium cepa) Die stärkere Zusammengehörigkeit zeigt sich hier oft in einem gemeinsamen Fehlbildungs-Verhalten u.a. Bei den serialen Mehrlingen treten höchstens Drillings-Stomata auf, die schon 1842 von TREVIRANUS (S.311) beobachtet wurden.

Mehrzell-Spaltöffnungen

Bei dieser Form luxurierender Fehlbildungen erfolgen nach der Schließzell-Bildung nochmals eine oder mehrere Teilungen der einen oder beider Schließzellen; bei den Dreizell-Stomata wird nur eine Schließzelle, bei den häufigeren Vierzell-Stomata beide nochmals geteilt (Taf.XIII+XIV). Dabei entsteht eine kreuzförmige Wandfigur mit dem Porus im Schnittpunkt. Erfolgt die Zusatzteilung vor der Porusbildung, so teilt der Porus später alle vier Wände und besitzt dann eine größere Weite (Taf.XIII,4+6); erfolgt sie darnach, so treffen wir normale Porusverhältnisse an (KUHLBRODT 1923 S.382). PANT (1965,S.1of) spricht von "multi- and bicelled pores". Seltener erfolgen ein- oder beidseitig mehrere Teilungen in beliebiger Anzahl und Verteilung (Taf.XII,9;XIV,3).

Mehrzell-Stomata wurden bei ca.7o Arten in allen Laubmoosgruppen beobachtet, wobei pleurokarpe überwiegen. Mehrzell-Stomata finden sich meist gemischt unter den Normalstomata;auch quer- und schräggeteilte können mehrzellig sein.
Regelmäßige 4-Zell-Stomata treten bei ca.35 Arten auf; bei Brachythecium populeum stellen sie fast die Hälfte der Stomata-Ausrüstung; unregelmäßige 4-Zell-Stomata fanden sich bei ca.1o Arten. 3-Zell-Stomata zeigen ca.25 Arten, besonders bei Brachytheciaceen.

HABERLANDT (1886,S.47o Anm.2; auch BÜNGER 189o,S.226f) erklärte die Entstehung der 4-Zell-Stomata aus serialen Zwillingen, wobei er aber der Bildung der 3-zelligen nicht gerecht wird; auch müßten sie dann etwa doppelt so groß wie Normalstomata sein, was aber nur selten zutrifft (Taf.XII,4).

Mehrzell-Bildungen müssen zu den Reduktionsformen der Laubmoos-Stomata gerechnet werden, da durch die Zusatzteilung meist der Porus blockiert und das Stoma funktionsuntüchtig wird. (Zusätzliche Begründung von GOEBEL 193o,S.1o24; sie werden den Epidermiszellen wieder ähnlicher! PORSCH 19o5,S.149 deutete dagegen die Epidermis-Ähnlichkeit als Kennzeichen ihrer Ursprünglichkeit und bestritt die Bewegungs-Hinderung.) Die nochmalige Teilung der Schließzellen läßt sich teilweise aus einer Induktion von den sich später teilenden Epidermiszellen erklären.(s. Taf.XIV,2). Auch Anthoceros kann 4-zell-Stomata besitzen.

Mehrfach-Spaltöffnungen

Unter Mehrfach-Stomata sind Mehrzellstomata zu verstehen, die mehrereLängswände mit je einem Porus aufweisen, wodurch sie sich von den Mehrlings-Stomata unterscheiden, bei denen nur jede zweite Längswand einen Porus besitzt. In der bryologischen Literatur wurden beide Formen häufig zusammengestellt (BÜNGER 189o, S.226; LORCH 193o,S.177: "unechte Mehrlings-Stomata"!).

Von ihrer Ontogenese her gehören die Mehrfachstomata mehr zu den Mehrzell-Stomata: Man kann sich Vierfach-Stomata leicht aus Vierzellstomata entstanden denken,wenn die Zusatzteilung nicht quer, sondern schräg versetzt und schließlich längs erfolgt. Die Zusatzteilung findet hier stets vor der Porusbildung statt, da sich die Porusbildung auch auf die Zusatzwände erstreckt; auch findet man zahlreiche Übergangsformen, wo sich der Porus in die Zusatzwände hinein verzweigt und sich dort schließlich "verselbständigt".(Taf.XV,1-3) Für die Entstehung aus einem Vierzellstoma spricht auch der geschlossene Umriß und die Größe, die mehr einem Normal- als einem Zwillingsstoma entspricht.

Die Einzelzellen der Mehrfachstomata, besonders deren Endzellen, können nochmals, meist quer geteilt sein, was ihre frühe Längsteilung noch bestätigt (Taf.XV,1-6).

Vierfach-Stomata wurden bei ca.2o Arten, besonders bei den Brachytheciaceen mit zahlreichen Übergangsformen beobachtet. Die Darstellungen von Mehrfachstomata über die 4-Zahl hinaus, die verschiedentlich in der bryologischen Literatur auftauchen, konnte ich am vorliegenden Material nicht bestätigen, doch sind sie als verschiedene Kombinations-Bildungen durchaus denkbar.

Dreifach-Stomata entstehen, wenn nur eine Schließzelle schräg oder längs geteilt wird (Taf.XVI,7). Zu den Dreifachbildungen seien hier auch einige Sonderformen gestellt:
An ein Normalstoma kann z.B. eine einzelne Schließzelle angelagert werden; daß es sich dabei um eine eigenständige Schließzelle handelt, geht daraus hervor, daß diese oft gegenüber dem Normalstoma abgesetzt oder verschoben ist und oft einen "Halb-Porus" zeigt. (Taf.XV,7) WEHRMEYER (1961,S.7) nimmt dagegen deren Ursprung aus einem Zwillingsstoma an, bei dem eine Schließzelle verkümmerte. Dafür konnte ich leider keine Anhaltspunkte feststellen.

Die Epidermis-Schwesterzelle kann auch eine zusätzliche, basal liegende Schließzelle bilden mit einem zweiten Porus

am basalen Pol des Normalstomas, der auch reduziert werden kann. (Taf. XV,1o;XII,8): "seriales Dreifachstoma".

Verschiedene Dreifachbildungen konnten bei ebenfalls ca. 2o Arten registriert werden.

Beurteilung der Spaltöffnungs-Fehlbildungen bei den Moosen

Darin sind sich alle Beobachter einig, daß die Reduktionen der Laubmoos-Stomata unmittelbar mit der Reduktion des Assimilisations-Gewebes des Sporophyten verbunden sind. Zu den Reduktionserscheinungen gehören dabei: Zahlen- und Größenabnahme der Stomata, ihre unregelmäßige Verteilung, Reduktion des Porus, Auftreten und Häufung von Fehlbildungen u.a. Dies bestätigen auch direkte Beziehungen dieser Erscheinungen zueinander: Sporophyten mit kleiner Apophyse, also gering entwickeltem Assimilisationssystem, besitzen rundporige, kleinere Stomata in geringerer Anzahl und ungeregelter Anordnung und mit mehr Fehlbildungen. So sind Fehlbildungen in den Gruppen der Pleurocarpi wie auch bei rundporigen Acrocarpi allgemein verbreitet, während sie bei langporigen Acrocarpi selten auftreten. HABERLANDT (1886,S.471f) deutet auch die Stomata-Einsenkung als Reduktions-Erscheinung, da sie nicht so sehr wegen des Trockenstandortes, sondern mehr wegen des reduzierten Assimilisations-Gewebes zur Transspirations-Herabsetzung zu dienen scheint.

Es ist auffällig, daß Fehlbildungen häufig in den Randzonen der Apophyse auftreten, von wo aus auch die Reduktion des Assimilisationsgewebes ausgeht. Dabei liegen die depauperierten Formen mehr in Setanähe, die luxurierenden mehr in Thecanähe oder zwischen den Normalstomata. Es besteht also ein deutlicher Lokalisationseffekt für die abweichende Gestaltausprägung, der entweder von einem morphogenetischen Gradienten des interkalaren Kapseldifferenzierungsmeristems mit einer verschiedenen regionalen Teilungsintensität oder aber von der verschiedenen morphogenetischen Potenz bei der verschiedenzeitlichen Anlage herrührt.

Stomata-Fehlbildungen treten auch bei den höheren Pflanzen auf, besonders an umgewandelten oder reduzierten Blattorganen, wie Blüten- und Fruchtblättern, besonders an den bleichen Schuppenblättern von Parasiten (schon LINK 18o7,S.1o7ff), die ihre ur-

sprüngliche Assimilationsfunktion eingeschränkt oder verloren haben.Neuerdings werden sie häufig an Keimlingen beobachtet, Pflanzen also,die sich bei ihrer Entwicklung stark auf eine Fremdversorgung durch Reservekörper stützen.PANT (1965,S.15) stellte fest,daß solche reduzierte oder auch ursprüngliche) Pflanzen einheitlich den perigenen Stomata-Typ besitzen.

Es stellt sich hierbei die Frage,inwieweit solche Feststellungen nicht doch die These bestätigen,daß es sich beim Laub - moos-Sporophyten um einen ernährungsphysiologischen Parasiten des Gametophyten handelt.Wohl als erster wandte sich HABERLANDT (1886 b,S.45 ff)gegen diese Meinung und untermauerte seine Gegenposition mit beeindruckenden Experimenten.Indem er Funaria- und Physcomitrium-Sporophyten in anorganischer Nährlösung zur Kapsel- und Sporenbildung brachte,lieferte er den Beweis dafür, daß die Laubmoos-Sporophyten in einem starken Maße ernährungsphysiologisch selbständig sein und sich von einem gewissen Entwicklungsstadium ab selbst versorgen können.Dabei benötigen sie den Gametophyten lediglich zur Versorgung mit Nährsalzen aus dem Boden.Oft können sie in ihrer assimilatorischen Leistung den zugehörigen,meist kleinen oder vergänglichen Gametophyten übertreffen.

Daraus wurde vielfach der phylogenetische Schluß gezogen,daß der Laubmoos-Gametophyt ursprünglich klein und kurzlebig,der Sporophyt dagegen ausgeprägter und selbständiger war,sich bei der allmählichen Entfaltung des Gametophyten jedoch immer stärker auf dessen Versorgung einstellte und sein eigenes Assimilationssystem reduzierte.Die typischen Reduktionserscheinungen der Laubmoos-Spaltöffnungen legen dafür noch heute deutlich Zeugnis ab.

Drittes Kapitel

Die Entwicklung der Laubmoos-Spaltöffnungen

Die Entwicklung des Sporophyten

Die befruchtete Eizelle des Laubmoos-Archegoniums beginnt ihre Entwicklung mit einer Querteilung in eine basale und apikale Zelle; erstere bildet den Sporophyten-Fuß aus , der sich im Gametophyten-Gewebe verankert;die apikale Zelle bildet den gesamten übrigen Sporophyten. Der Embryo wächst zunächst am apikalen Pol mit einer 2-schneidigen Scheitelzelle, die nach Abgabe von ca. 2o Segmenten ihre Tätigkeit einstellt; sie wird von einem interkalaren Meristem abgelöst, das das weitere Differenzierungs-Wachstum bis zur Fertigstellung der Kapsel übernimmt (ROTH 1969). Die 2-schneidige Scheitelzelle tritt dabei nicht mehr in Tätigkeit.

Das interkalare Meristem des Laubmoos-Sporophyten gibt seine Zellen stets basalwärts ab; dadurch unterscheidet es sich grundsätzlich von dem des Anthoceros-Sporophyten. Die ersten Descendenten strecken sich stark und bilden die Seta aus. Erst wenn diese in ihrer vollen Länge fertiggestellt ist, beginnt an der Spitze des bis dahin pfahlförmigen Sporophyten die Differenzierung der in allen Teilen determinierten Kapsel (bei Lebermoosen umgekehrt!). Dabei wird zuerst die Apophyse mit den Stomata ausdifferenziert; darauf folgt die Seta mit dem Sporensack und zuletzt Deckel und Peristom. Das interkalare Meristem dürfte in der Anulusregion persistieren, deren Zellen klein, würfelförmig und plasmareich bleiben.

Die Kapselentwicklung beginnt also mit der Apophysenschwellung; die Stomata sind die ersten ausdifferenzierten Organe der Laubmooskapsel. PORSCH (19o5,S.51f) schloß von der frühen ontogenetischen auf die frühe phylogenetische Anlage der Stomata.

Die Differenzierung der Spaltöffnungen im Epidermisverband

In einiger Entfernung vom interkalaren Meristem (max. o,5 mm bei Polytrichum) beginnt mit dem Nachlassen von dessen Einfluß (BÜNNING & BIEGERT 1953,S.215) die Differenzierung von Protodermis-Zellen zu Stomata-Initialen (Zellgröße ca. 15 x 2o µm bei Bryum)

Dabei finden im apikalen Teil dieser Zellen zwei schräg verlaufende, inäquale Teilungen statt, die in einem Winkel von 90° aufeinander stehen, die beiden oberen Ecken der Protodermiszelle abschneiden und eine fünfeckige "hausförmige" Zelle bilden, die als Stomata-Initiale zu betrachten ist ("Spezialmutterzelle" STRASBURGERs, 1966/67) Taf.XVII,1,9+10;XIX,1+2).

SACHS (1874,S.103f) beschreibt einen ähnlichen Teilungsvorgang bei Equisetum limosum; BÜNNING & BIEGERT beobachteten 1953 bei der Stomatogenese von Allium cepa, daß die Kernspindel bei der inäqualen Teilung deutlich diagonal zur Längsachse der Protodermiszelle stehen kann. Ähnlich schräg orientierte Teilungswände kennt man auch bei der Stomatogenese von Crassula. In ihrem Verhalten bei der Stomatabildung wie auch in ihrem interkalaren Epidermiswachstum zeigen die Laubmoose deutliche Gemeinsamkeiten mit den niederen, biciliaten Pteridophyten und den Liliaceen (ZIEGENSPECK 1944,S.222).

Die Stomata-Initialen fallen gegenüber den Epidermiszellen durch Größe und Plasmareichtum auf und sind oft schon früh von einem Epidermiskranz umgeben (Taf.XVII,10;XIX,3).

Die beiden abgeteilten apikalen "Eckenzellen" der Initiale strecken sich und teilen sich später oft noch quer; sie bilden die beiden apikalen Polzellen im Epidermiskranz, die oft lateral etwas am Stoma herablaufen, und zwar die zuerst abgeteilte etwas weiter. Am basalen Stomata-Pol entsteht durch eine Querteilung der Initiale die Stomata-Schwesterzelle, die sich später längs, häufiger aber mehrmals quer teilt und dabei oft einen Strang mehrerer basaler Deszendenten-Zellen bildet, in dem sich weitere Stomata, entweder als laterale Mehrlingsstomata, oder durch Epidermiszellen unterbrochen, bilden können (Taf.XVII,3;XVIII,3;XIX, 5+8). In dieser Weise könnte das regelmäßige Stomata-Muster von Funaria hygrometrica, den Bryaceen u.a. entstanden sein. Bei Laubmoosen mit nur einem Stomataring, besonders den Akrokarpen, unterbleibt die Bildung solcher Stränge (Taf.XXVII,8). Bei Laubmoosen mit unregelmäßig verteilten Stomata, besonders bei den Pleurokarpen, bilden die Initialen an größeren Kapseln mit breiter Apophyse längere, bei schmaler Apophyse meist kürzere Deszendenten-Reihen (5-6 Deszendentenzellen: Grimmiaceae, Bryaceae u.a. langporige Acrocarpi; 4: Brachytheciaceae, Hypnaceae; 3: Amblystegiaceae; 2: Plagiotheciaceae, Mylocomiaceae.). Bei Allium und evtl. auch bei

Anthoceros unterbleibt die Teilung der Initiale in Mutter- und Schwesterzelle (reiner "perigener"oder "haplocheiler" Typ!).

Nach einer Wachstumszeit der Initiale, wobei sie sich immer deutlicher vom Epidermisverband unterscheidet (Taf.XX,2), beginnt 25o-3oo µm vom interkalaren Meristem entfernt (2o-3o Zellteilungen, Fissidens cristatus), nach der Querteilung in Mutter- und Schwesterzelle die Längsteilung in die beiden Schließzellen. (Taf.XVII,1-4,9+1o). Die Epidermiszellen teilen sich dabei ebenfalls in beliebiger Weise, werden mehr isodiametrisch und bilden einen noch relativ ungeregelten Verband (Taf. XVII5-7,11;XX,3).

Nach der Schließzellenteilung beginnt die Differenzierungstätigkeit in den Stomatazellen. Dabei werden die Zellkerne mit je einem Nukleolus deutlicher sichtbar; sie sind relativ groß, rundoval und scharf umgrenzt; sie liegen sich beiderseits der Trennwand in der Stomata-Mitte dicht gegenüber. Längs der Schließzellwände, besonders an der Trennwand, werden kleine dunkle Schollen sichtbar, die als Chloroplasten-Vorläufer zu deuten sind. Das Plasma, das bei der Teilung einheitlich hyalin erschien, wird allmählich granulär (Taf.XX,4). Schließlich bilden sich die scheibenförmigen Chloroplasten, die in den Epidermiszellen erst später und in geringerer Anzahl erscheinen (Taf.XX,5).

Während dieser Vorgänge erfolgt eine Streckung des Stomas, bei der es fast seine endgültige Länge erreicht (Polytrichum: 2o-25 x 35-45 µm; Bryum von 15 x 2o auf 15 x 3o µm gestreckt) Bei Laubmoosen mit kugeliger Kapsel und breitovalen Stomata unterbleibt diese Streckungsphase (Taf.XVII,11;XVIII,1+9).

Darnach bildet sich an der Trennwand zwischen beiden Kernen eine Wandverdickung, mit der sich die Porusbildung vorbereitet, die als eigene Leistung der Stomazellen mit ihren nunmehr zahlreich vorhandenen Chloroplasten und Stärkevorrat betrachtet werden kann (Taf.XX,6; bei Funaria hygrometrica Sporogon jetzt o,7 mm lang und o,2mm Ø).

Bei der anschließenden Abrundungsphase erfolgt die Porusöffnung auf schizogene Weise durch die Wachstumskräfte (Wachstum bei Polytrichum von 3o x 5o auf 45 x 6o µm; Bryum von 15 x 3o auf 25 x 35 µm). Vorher noch teilten sich die Epidermisnachbarzellen konzentrisch um das Stoma und bildeten einen Epidermiskranz. Der Porus wächst von der Mitte zu den Stomapolen; zuerst ist er stets spaltförmig und erreicht erst allmählich seine determinier-

te Gestalt, wobei er meist mit dem Stoma-Wachstum gestreckt wird und die Trennwand nur anfangs etwas spaltet.

Nach der Porusbildung nehmen die Zellkerne an Größe ab und sind undeutlich begrenzt (bei Funaria hygrometrica werden sie halbrund). In den Schließzellen bilden sich Vakuolen für die bewegungsaktive Phase, die oft nur von kurzer Dauer ist.

Die Entwicklungsdauer der Stomata beläuft sich auf mehrere Tage bis wenige Wochen.

Entwicklungsbeobachtungen am Längsschnitt der Spaltöffnungen

Auch im Längsschnitt erscheinen die Stomata-Initialen deutlich größer als die würfelförmigen, plasmareichen Epidermiszellen. Sie sind etwas über das Epidermis-Niveau emporgewölbt und reichen tiefer in die Subepidermis hinab; sie verjüngen sich zum Kapselinnern hin gering und sind dabei oft etwas abgerundet.(Taf.XXI,1+2) (Abmessung bei Polytrichum: unten 12, oben 15 µm lang, 12 µm hoch; Epidermis 8 x 1o µm). Nach der Längsstreckung der Initiale erfolgt bei gleichbleibender Höhe eine inäquale Teilung in die Mutterzelle (1o-12 µm) und die kleinere basale Schwesterzelle.(5-8 µm lang; Länge der Kapsel 1,5 mm; Apophysen-Ø o,5 mm; Entfernung vom Meristem o,75 mm. Taf.XXI,3).

Die Mutterzelle streckt sich bis zu ihrer Längsteilung weiter, senkt sich tiefer in die Subepidermis ein und ist dabei flacher gewölbt (Polytrichum: unten 3o, oben 37 µm lang; Mitte 18, Rand 15 µm hoch). Die Epidermiszellen wachsen jetzt ebenfalls (1o-15 µm lang, 12 µm hoch) und teilen sich darauf. Nach der Teilung der Mutterzelle in die Schließzellen setzt die Bildung der inneren Atemhöhlen ein (Taf.XXI,4).

Bei Splachnum sphaericum habe ich ein ähnliches Entwicklungsverhalten wie bei Polytrichum beobachtet; nur die Initiale ist hier stärker abgerundet und weniger konisch, dafür aber tiefer in die Subepidermis eingesenkt (15 x 15 µm; Taf.XXI,1). Die Epidermiszellen sind flacher und größer, da sie stärker wachsen (1o x 2o µm) und sich während der antiklinen Stoma-Teilung periklin teilen. (Kapsellänge 1,5 mm, Apophysen-Ø o,3 mm, Entfernung vom Meristem o,5 mm)

Bei Dicranum undulatum findet eine mehr äquale Initialenteilung statt; hier ist auch die Wölbung über das Epidermis-

Niveau und die Einsenkung in die Subepidermis geringer (30 µm lang, 13 µm hoch). Die Epidermiszellen sind würfelförmig bis flach. (8 x 8-12 µm. Kapsellänge 1,5 mm; Apophysen-Ø 0,25 mm; Entfernung vom Meristem 0,75 mm).

Das fertige Stoma der meisten Laubmoose zeigt ein trapezförmiges Längsschnittbild mit konkav gewölbten Innen- und Außenwänden; der Porus verjüngt sich ebenfalls nach innen (Taf.XXI,5-9). Die Außenwand ist im Porusbereich eingemuldet; die Innenleisten sind ebenfalls deutlich von der Unterkante des Stomas eingerückt, sodaß die Porushöhe, markiert durch den Leistenabstand, oft nur die Hälfte der Stomahöhe beträgt. Daraus ergibt sich auch für die Laubmoos-Stomata ein mehr hantelförmiges Lumen mit einer Art Endblasen (Taf.XXI,5-9). In Richtung auf die Rundporigkeit verliert sich die Trapezform des Längsschnitts; der Porus wird mehr sanduhrförmig oder röhrig, die Einmuldung deutlicher.

Entwicklungsbeobachtungen am Querschnittsbild der Stomata

Das Querschnittsbild gestattet es in besonderer Weise, die Entwicklung der Spaltöffnungen im Zusammenhang mit anderen Differenzierungsvorgängen der Kapsel zu verfolgen.

Als Beispiel seien hier zuerst die Entwicklungsverhältnisse der Polytrichaceen dargelegt; im Querschnittsbild fällt dabei die fast keilförmige Gestalt der Initialzellen auf; sie reichen auch tiefer in die Subepidermis und zeigen eine deutlichere Aufwölbung über das Epidermisniveau. Die Mutterzellen treten erst im Stadium der inneren Kapsel-Differenzierung auf, wobei sich die Anlage des Archesporringes und des Atemraumspalts zwischen Endo- und Amphithecium deutlicher hervorheben. Die Epidermiszellen sind noch würfelförmig (5 x 5 µm) und enthalten ein dichtes Plasma. Vor ihrer Teilung zeigen die Mutterzellen eine Größe von 5-8 x 12 µm; die beiden Kerne wandern zur Außenwand, die gering eingekerbt wird (Taf.XXI,10-12: Apophysen-Ø 0,3 mm).

Nach der Teilung wächst das Stoma in die Breite (von 6-12 über 9-14 auf 12-16 µm) und behält dabei seine Länge im wesentlichen bei. Der trapezförmige Querschnitt geht dabei allmählich in die ovale Form über; die Epidermis wird dabei hochzelliger (6 x 10 µm), da sie sich in diesem Stadium nicht wie bei anderen Laubmoosen periklin teilt. Die Zellen des inneren Kapsel-

gewebes sind in radiärer und konzentrischer Anordnung gelagert. Nach Erreichen der ovalen Querschnittsform strecken sich die Stomata in die Breite, flachen sich ab, bleiben aber dabei im Bereich der Trennwand am höchsten (Rand 12-15, Mitte 2o-3o µm hoch). Die Epidermiszellen werden in diesem Stadium wieder würfelförmig. Im Kapselinnern tritt der Archesporring deutlicher hervor; das Atemraumsystem wird ausgebildet. (Taf.XXII,1)

Nun runden sich die Schließzellen ab, wobei die Trennwand ihre ursprüngliche Höhe beibehält. Die Schließzellen wölben sich stark auf, wodurch sich unter ihnen die inneren Atemhöhlen schizogen bilden; diese finden durch Abrundung und teilweise Trennung der Parenchymzellen Anschluß an den Atemraum (Taf.XXII, 2). Die Trennwand wird darauf verstärkt, besonders in den Ecken, wo sich die Anlagerungen für die Leistenbildung abheben.

Während der Tetradenteilung des Archespors beginnt sich der Stoma-Porus von außen her zu öffnen, und die Stomata werden funktionsfähig. Darnach bilden sich oft weitere Anlagerungen und Imprägnierungen für die Bewegungsmechanik oder deren Stillegung, besonders an den Außenwänden (Taf.XXII,3+4).

Die Entwicklung und Differenzierung der Stomata erfolgt in der Setagegend früher als in Thekanähe, sodaß an derselben Kapsel häufig verschiedene Entwicklungsstadien auftreten.

Die übrigen Laubmoose weichen von diesen Verhältnissen nur geringfügig ab: Die Initialzellen sind weniger keilförmig, sondern mehr quadratisch bis rundlich geformt. Die Subepidermiszellen gruppieren sich in einem Halbkreis um die Mutterzelle, die auch nicht so deutlich über das Epidermisniveau gehoben ist. (1o-12 x 1o µm; Taf.XXII,5+6; XXIII,6+7).

Die Epidermiszellen sind anfangs auch hochzellig,(6 x 8 µm) wachsen dann bis zur doppelten Größe heran und teilen sich bei der Mutterzellteilung in unmittelbarer Stoma-Nähe oder im gesamten Verband periklin ("übereinanderliegend-amphizyklischer" Kranz). Nach dieser Teilung wachsen sie auch noch weiter.

Bei der Atemhöhlenbildung sind die Stomata meist flach-oval (2o-25 x 12 µm); bei ihrer Abflachung entsteht die innere Atemhöhle durch schizogene Ablösung von der Subepidermis; durch das Kapseldickenwachstum wird sie erweitert und gewinnt durch die Interzellularlücken zwischen den sich abrundenden Parechymzellen Anschluß an das Durchlüftungs-System.(Taf.XXII,9;XXIV,4-6;XXIII,1)

Die Trennwand behält auch hier weitgehend ihre Höhe bei. Der Porus bildet sich nach der Ecken-Verstärkung zunächst von außen, bald darauf auch von innen und vereinigt sich im Bereich des zartwandigen, meist etwas gewellten Porus-Zentrums (Taf.XXIII,4).

Die Mutterzellteilung findet stets zur Zeit der Archesporringbildung, die Porusöffnung während der Tetradenteilung statt. Dazwischen spielt sich der Hauptteil der Differenzierung ab.

Die Einsenkung der kryptoporen Stomata erfolgt stets nach der Mutterzellteilung. Bei den Mniaceen teilt sich dabei die gesamte Epidermis periklin und überwuchert darauf im geschlossenen Verband die Stomata, die im Subepidermis-Verband bleiben (Taf.XXIV, 1-6). Ähnlich verhält es sich bei Hedwigia, wo die Subepidermiszellen plattig bleiben und nur mit der sich rundenden Kapsel in die Breite wachsen. Hier wird dann die Epidermis zu den Stomata hin niedriger, bildet also einen weniger einheitlichen Verband.

Die kraterförmige Überwallung erfolgt bei den kryptoporen Orthotrichen durch papillenförmiges Auswachsen der umgebenden Epidermiszellen nach der Mutterzellteilung, die sich häufig nochmals quer teilen; nach Bildung der inneren Atemhöhle und vor der Porusöffnung ist die Einsenkung abgeschlossen (Taf.XXIV,6-8).

Die Laubmoose zeigen allgemein ein einheitliches Entwicklungsverhalten ihrer Stomata. Bei den beobachteten Vertretern konnten lediglich bei den Polytrichaceen geringe Abweichungen festgestellt werden.

Alterungserscheinungen der Laubmoos-Spaltöffnungen

Die Stomata der meisten Laubmoose besitzen nur eine kurze Lebens- und Funktionsdauer; oft werden sie schon sehr früh, während des Tetradenstadiums, wieder funktionsuntüchtig. Ihre Funktion dürfte nur über eine kurze Zeit des Kapselwachstums und der Sporenausgestaltung mit der verstärkten Photosynthese-Leistung der Kapsel von Bedeutung sein. Meist werden zuerst die Stomata im Setabereich funktionsunfähig und erst später auch die übrigen.

Zartwandige Stomata verlieren dabei ihren Turgor, schrumpfen und kollabieren. HABERLANDT (1904,S.418) erklärte dieses Verhalten aus der geringen Schutzausrüstung der Bewohner feuchter, schattiger Standorte gegen die zu hohe Transspiration.

Meist werden nämlich die Stomata bei ihrem Absterben zu-

sätzlich verstopft und dabei häufig von einer rot- bis dunkelbraunen, wachsartigen Substanz überzogen oder ausgefüllt, ohne dabei zu kollabieren; diese lagert sich in Schichten oder Körnchen an den Wänden der Stomata und der inneren Atemhöhle ab und kann dabei die Schließzellen oder die Atemhöhle ausfüllen (WULFF 1898; bei Dicotylen: SOLEREDER 1908,S.327). Solche Stomata mit Wachsüberzügen, die SCHIMPER 1848 als "harzige Substanz" deutete, treten auch bei Coniferen (WILHELM 1883;u.a.) und höheren Xerophyten auf. BRUNNTHALER stellte 1904 durch Doppelbrechung erstmals die kristalline Struktur dieser Wachsüberzüge fest. Durch diese Überzüge schützt sich die Laubmooskapsel gegen Feuchtigkeitsverlust durch die abgestorbenen Stomata hindurch; man kann dieselben auch an Verletzungsstellen der Kapsel beobachten. Es ist anzunehmen, daß die Stomata nicht erst nachträglich durch das Wachs abgedichtet wurden, sondern dieser Vorgang erst das Absterben der Stomata verursacht; so konnte ich bei kaum oder ungeöffneten Stomata schon Wandbräunungen oder Wachskörnchen in den Atemhöhlen beobachten.

Die Stomatawände xerophiler Moose werden häufig durch Anlagerungen verstärkt, wodurch oftmals ihre Form verwischt wird. (Taf.XXIX,9;XXI,3;u.a.) GOEBEL (1930,S.683) deutete diese Verstärkung als Verquellung oder Membranschleim zur Wasserspeicherung; BROWN & JOHNSON wiesen aber 1962 die Wandschichtung bei den Stomata elektronenoptisch nach. Anlagerungen finden wir bei vielen Stomata in Setanähe, wohl in Verbindung mit der allgemeinen Verstärkungstendenz des Setagewebes. Da im Setabereich gehäuft funktionsunfähige Stomata auftreten, stellt sich die Frage, ob nicht alle xeromorph verstärkten Stomata bewegungsunfähig geworden sind: um Reduktionsformen, bei der Ontogenie des Stomas erworben, dürfte es sich mit größter Wahrscheinlichkeit handeln.

Eine andere häufige Verschlußmöglichkeit der Laubmoos-Stomata wurde schon von HABERLANDT(1886,S.472f) beobachtet; der Porus wird dabei durch einen lichtbrechenden Pfropf, der oft kegelförmig nach außen ragt, verstopft. Ich möchte diesen Pfropf mit einem vom Porus in die innere Atemhöhle sich erstreckenden halbrunden, konzentrisch geschichteten Körper in Verbindung bringen, bei dem es sich um einen Kallose-Pfropf handeln dürfte, der sogar die gesamte innere Atemhöhle ausfüllen kann (Taf.III,5). Dieser Körper wurde besonders im Frühjahr und Frühsommer bei verschiedenen Laubmoosen beobachtet.

Eine weitere Verschlußmöglichkeit der Laubmoos-Stomata stellt die Kutikula-Überwucherung des Porus dar (Taf.XXXI,1o).

Die Notwendigkeit, auch engporige Stomata nachträglich zu verstopfen, dürfte als Zeichen dafür zu werten sein, daß diese vorher funktionsfähig waren.

Polarisationsoptische Untersuchungen bei der Entwicklung der Laubmoos-Spaltöffnungen

Polarisationsoptische Untersuchungen richten sich besonders auf die Stellung optischer Achsen in strukturierten Körpern, in unserem Falle auf die Richtung der Zellulose-Fibrillen in der Zellwand, also auf die Mizellierungsrichtung der Zellwand.

Nach der Begründung der Mizellartheorie der pflanzlichen Zellwand durch KARL von NÄGELI 1845 begann erstmals N.J.C.MÜLLER 1886 mit umfassenderen polarisationsoptischen Untersuchungen an pflanzlichen Geweben.. Erst in neuerer Zeit gelang es ZIEGENSPECK (1938-1944), mithilfe besonderer Färbemethoden und optischer Zusatzeinrichtungen auch die Verhältnisse bei der Stomatogenese polarisationsoptisch zu erhellen.

Die embryonale Protodermis und damit auch die Initial- und Mutterzellen der Stomata sind quermizelliert. Durch das Streckungswachstum der Mutterzellen schlägt hier die Mizellierungsrichtung nach längs um, während die Epidermiszellen quer mizelliert bleiben. Entsprechend der Mizellierung verläuft auch die Hauptteilungsrichtung (ZIEGENSPECK 1942): die Epidermiszellen teilen sich mehr in der Querrichtung und bilden dabei den Epidermiskranz; die Mutterzelle teilt sich dagegen längs in die beiden Schließzellen. Nach der Stomata-Streckung erfolgt bei der folgenden Abrundungsphase wieder ein Umschlag der Fibrillenrichtung, diesmal in eine radiär orientierte Mizellenanordnung, die ihr Zentrum im künftigen Porus hat und von der Mitte zu den Rändern und Polen fortschreitet, wo sie längsmizellat wird.

Die Porusbildung wird durch die Verquellung und Umwandlung der Mittellamelle zu einer Pektinlinse vorbereitet (WENDEROTH 1931,S.384) und durch die Konzentrierung der Turgorspannung durch die radiären Fibrillen auf die Porusregion mechanisch-schizogen vollzogen. Dabei reißt die äußere Kutikula, die sich

nach der Mutterzellteilung als amorphe Masse aufgelagert hatte, ein und es bildet sich von außen her ein elliptischer Trichter, der sich mit einem Trichter von innen her in der Porusmitte vereinigt. In den amyloiden Mittelteil des Spaltes können weitere Fibrillen eingelagert werden, wodurch ein zusätzliches Längenwachstum des Porus und des gesamten Stomas gewährleistet wird; deshalb sind auch langporige Stomata, gegenüber den gedrungenen rundporigen, langoval geformt.

Die Porusleisten werden nicht unmittelbar als Kutinschichten aufgelagert, sondern die amyloide Vorstufe der Poruspektine wird später mit Kutinen imprägniert und wird dabei amorph ohne Mizellierung. Vor der Porusverdickung und Porusbildung ist meist ein Stärkemaximum zu beobachten.

Bei den alternden Stomata wird die Radiärmizellierung durch die weiteren Wandanlagerungen verdeckt; bei den jungen, funktionsfähigen ist sie gegenüber der Epidermis stets gut nachzuweisen.

Bei den Fehlbildungen der Laubmoosstomata wird die normale Radiärmizellierung meist entsprechend gestört: Bei den ungeteilten und quergeteilten Stomata ohne Porus bleibt sie wie bei den Epidermiszellen quermizellat; quergeteilte mit Porus werden dagegen nachträglich radiärmizellat, ebenso fusionierte Stomata; Die längsgeteilten ohne Porus sind längsmizellat. Bei den Mehrzell-Stomata folgte die Teilung einer quermizellaten Fibrillenrichtung, bei schrägen Zusatzwänden der beginnenden Radiärmizellierung, bei den Mehrfachstomata erfolgte die Längsteilung in einem früheren Stadium mit noch längsmizellater Fibrillenrichtung in den Schließzellen.

Die Radiärmizellierung der Stomata, die durch elektronenoptische Untersuchungen bestätigt wurde (VOLZ 1952; HUBER u.a. 1956), spielt bei den Laubmoosen eine wichtige Rolle bei der Porusbildung und -öffnung.

Viertes Kapitel

Querschnitts- und Funktionstypen der Laubmoos-Spaltöffnungen

Nachdem SCHWENDENER 1881 die Spaltöffnungen allgemein nach ihrem Querschnitt in verschiedene Funktionstypen eingeteilt hatte, wendete erst KUHLBRODT 1923 dieses Einteilungsprinzip auch auf die Laubmoos-Stomata an. Dabei bearbeitete er aber nur einige Vertreter der langporigen Acrocarpi mit gut differenziertem Querschnittsbau und prägte mehr systematisch begrenzte Gruppentypen ohne Verbindungen untereinander oder zu den rundporigen Stomata, die er wegen ihrer urtümlichen, epidermiszellähnlichen Form als "Archetyp" (S.346ff) bezeichnete und unberücksichtigt ließ.

Mit diesem"Archetypus" soll sich dieses Kapitel nun insbesondere beschäftigen. Bei der notwendigen Neueinteilung stützte ich mich mehr schematisch auf die geometrische Form des Querschnittsbildes (EAMES 1936). Die systematisch bestimmten Typen KUHLBRODTs versuchte ich in die neuen Typen-Gruppen einzuordnen.

In neuerer Zeit wurde versucht, basierend auf dem Mizellar-Dehnungssatz der Pflanzenmembran von ZIEGENSPECK (1938/39,S. 284), neue Hypothesen über die Stomata-Bewegung aufzustellen, sie in Modellversuchen zu rekonstruieren (WEBER 1937), physikalisch zu belegen (VAIHINGER 1942), zu berechnen (MERETZ 1962) und durch verblüffende Ergebnisse die Theorie SCHWENDENERs zu entkräften. Allerdings sind diese Ergebnisse nicht auf die Laubmoosstomata anwendbar, da sie von einem freibeweglichen Stoma mit Nebenzellen und freien Rückenwänden ausgehen; das Laubmoos-Stoma ist jedoch von den Epidermiskranz-Zellen in einen festen Rahmen gespannt und verändert bei der Porus-Bewegung seinen Umriß nicht (s.Taf. III,1), wie schon HABERLANDT (1886,S.467ff) durch genaue Messungen feststellte. Die Bewegung wirkt bei den Laubmoos-Stomata vertikal über Außen-, Innen- und Bauchwände bei gleichzeitig festliegenden Rückenwänden. Nach dieser Bewegungsweise wurde von KRAUS 1914 "Archetypus" für die Pteridophyten-Stomata geprägt (GUTTENBERG 1959,S.4o7ff: "Pteridospermentyp"); er dürfte aber wohl auf alle Archegoniaten anwendbar sein und sollte den Vorrang vor dem mißverständlichen Begriff "Mnium-Typ" erhalten.(nach HABERLANDT 1886,S.467f)

_Stomata_mit_rechteckigem_bis_trapezförmigem_Querschnittsbild_

Bei diesem einfachsten Fall des Querschnittsbildes der Laubmoos-Stomata sind Außen- und Innenwände gestreckt, laufen parallel und zeigen etwa die doppelte Länge der Bauchwand; die Wände stehen senkrecht aufeinander; beim trapezförmigem Querschnitt sind die Rückenwände abgeschrägt. Die Wände sind dünn ohne markantere Verstärkungen; die Leisten werden lediglich als Ecken-Verstärkungen ausgebildet. Hier erfolgte also nach der Mutterzell-Teilung lediglich ein starkes Flächenwachstum des Stomas, wobei Querschnittsdifferenzierungen weithin unterblieben; dadurch zeigt der Querschnitt einen stark "kastenförmigen" Eindruck und bildet hier den am wenigsten differenzierten Typ, der besonders bei den großen spindel- oder ovalporigen Stomata auftritt. Er war bei etwa 2o der ca.12o Querschnitts-Beobachtungen vertreten, besonders bei den Encalyptaceen und Cratoneuraceen (Taf.XXVII,6-8;XXX,2+3).

Wir finden hier den "Pteridophyten-Typ" mit der vertikalen Bewegungsrichtung am eindeutigsten verwirklicht: bei Turgorzunahme bauchen sich die langen Außen- und Innenwände aus, ziehen die Bauchwände zurück und öffnen den Porus (Taf.XXXII,4).

Nicht alle rechteckigen Querschnittsformen sind "kastenförmig" undifferenziert; verschiedene zeigen lokale Wandverstärkungen an den Außenwänden oder als Leisten, was sich als funktionsgünstiger auswirken dürfte. Hierher gehören in ihrem Querschnitt besonders Pohlia und die Splachnaceen (Taf.XXVII,6-8; XXVIII,1,2,6+1o).

Spaltöffnungen_mit_elliptischem_Querschnittsbild_

Das elliptische Querschnittsbild entsteht durch weitere Wandanlagerungen, besonders in den Zellkanten, und durch die gekrümmte Form der Rückenwände, die an die periklin geteilte Epidermis oder an Epidermis und Subepidermis stoßen. Bei weiterer Wandanlagerung werden hier oft die Leisten verwischt (Taf.XXX,1+7;XXXI,6+9).

Diese Form wurde auch bei großen ovalporigen Stomata beobachtet, besonders bei den Brachytheciaceen.

Zu dieser Gruppe läßt sich evtl. auch der"Polytrichum-Typ" (KUHLBRODT 1923,S.369ff) stellen. Die Außenwände sind hier gekrümmt und länger als die dünneren, meist gestreckten Innenwände; außerdem sind sie verstärkt und zeigen eine deutliche Gelenkstelle zur Epidermis hin, die rings um das gesamte Stoma

herum laufen kann. HABERLANDT (1887,S.99f) fand hier auch ein "inneres Hautgelenk" der Innenwand in Porusnähe. Die Rückenwände stoßen meist schräg an die Epidermis; die Bauchwände sind oft kurz, dickwandig und nicht in Leisten und dünnere Poruswand differenziert, was durch die Verschmelzung der Leisten bedingt ist. Dadurch ist hier der Porus nicht in "Vorder- und Hinterhof und Zentralspalt" gegliedert (TSCHIRCH 1880/82,S.140), sondern zeigt einen linsenförmig gewölbten Porus-Durchgang; HABERLANDT 1886,S. 465f):"Stomata ohne Zentralspalte" (Taf.XXII,3+4;XXVII,9).

Der Öffnungsmechanismus funktioniert auch hier durch Auseinanderwölben der Innen- und Außenwände, wobei letztere durch ihre Länge und Gelenkstellen den Hauptanteil tragen; die Bauchwände werden bei der Öffnung etwas angehoben (Taf.XXXII,5). BÜNGER (1890,S.257) beobachtete hier die schnellste Spaltbewegung der Laubmoos-Stomata (in Glycerin: Öffnung 1/2 Stunde, Verschluß noch rascher!). Hier wird der Verschluß durch die Leisten und nicht durch die Poruswand bewerkstelligt.

Spaltöffnungen mit kurz-rechteckigem Querschnittsbild

Hier findet nach der Mutterzell-Teilung ein geringeres Flächenwachstum statt; dafür werden die Wände entsprechend verstärkt, und die Leisten meist ausgeprägter angelegt; daraus ergibt sich eine relativ gut differenzierte Querschnittsform, bei der Außen- und Innenwände nur wenig länger als die Bauchwände sind. Diesen Typ konnte ich bei ca.15 Arten, besonders bei den Orthotrichaceen beobachten; es dürfte sich hier um einen öfters auftretenden Übergangstyp zwischen rechteckiger und quadratischer Querschnittsform handeln (Taf.XXVI,7-10;XXVIII,7;XXX,4+9;XXXI,4).

Spaltöffnungen mit quadratischem Querschnittsbild

Bei geringerem Breitenwachstum der Stomata gelangen wir leicht zu einem quadratischen Querschnittsbild, wo Höhe und Breite einer Schließzelle etwa gleich sind. Dieser Typ wurde bei ca.15 Arten, besonders bei Seligeraceen und Plagiotheciaceen beobachtet.(Taf. XXVIII,3+11;XXIX,1+2;XXX,5;XXXI,7.8+11)

Der Öffnungsvorgang ist hier problematisch, da bei Turgorzunahme nur eine Abrundung mit geringem Öffnungseffekt möglich

ist. Trotz guter Querschnittsdifferenzierung und Leistenbildung müßten demnach zu diesem Typ viele funktionsuntüchtige Stomata gehören. Andererseits dürfte hier aber ein Übergang zu einem anderen Bewegungstyp ansetzen (s.f.).

Spaltöffnungen mit rundem Querschnittsbild

Diese Querschnittsform ist wohl durch Abrundung von der quadratischen Form herzuleiten. Durch verstärkte Wandanlagerungen sind die Leisten oft stark verwischt und die Stomata dieser Ausprägung oft funktionslos. Ich fand diesen Typ bei ca.2o Arten,(bes.Hypnaceae). (Taf.XXVIII,5+9;XXIX,3;XXXI,3).

Dieser Gruppe ist auch der"Mniaceen-Typ"(KUHLBRODT1923,S. 374f) zuzuordnen, bei dem ein neuer Bewegungsmodus verwirklicht wird. Die Stomata der Mniaceen sind eingesenkt. Die Epidermiszellen sind dabei gering über die Stomata geschoben; die Außenwände sind dadurch etwas verkürzt und zudem gleichmäßig verdickt ohne Gelenke, dadurch sind sie für die Bewegung ungeeignet. Die Innenwände sind dagegen zartwandig, lang und gering gekrümmt; sie gehen ohne Absatz von der Rücken- in die Bauchwand über. Leisten sind vorhanden, wobei die Außenleisten, wie bei den Laubmoosen üblich, markanter ausgebildet sind (Taf.XXV).

Die Öffnung erfolgt hier durch stärkere Wölbung der Innenwände, die zur Auseinanderbewegung der Innenleisten und Stauffung der Bauchwände führt. Bei extremer Öffnung wird wird die Außenwand zusätzlich gering nach innen gebogen und die Eisodial-Öffnung dabei gering erweitert. Der geöffnete Porus zeigt die Form eines nach innen offenen Trichters. Der Spaltenschluß wird alleine durch die Wände des Porus bewerkstelligt (Taf.XXXII,7). Wir haben bei dieser Funktionsweise etwa die Umkehrung des "Polytrichum-Typs" (nicht von Funaria, s.KUHLBRODT 1923,loc.cit.). Nach KUHLBRODT stellt dieser Typ den Differenzierungs-Höhepunkt der Laubmoos-Stomata gegenüber den Epidermiszellen dar. Er entspricht in seiner Funktionsweise nicht dem üblichen sog. "Mnium-Typ" (HABERLANDT 1886,S.467f).

Spaltöffnungen mit ovatem Querschnittsbild

Die Querschnittsform dieses Typs ist darauf zurückzuführen, daß die Rückenwände schräg auf der Epidermis liegen und sich dabei verjüngen, sodaß ein tropfen- bis eiförmiges Bild entsteht. Die Innenleisten sind oft reduziert, und die Innenwand geht daher oft ohne Absatz von der Rücken- in die Bauchwand über (Taf.XXIX, 6+7;XXX,6;XXXI,2+5).

Am besten ist dieser Typus bei den Funariaceen und vielen Bryum-Arten verwirklicht (Taf.XXVII,1-5). Bei Funaria sind die Außenwände lang, leicht S-förmig gekrümmt und besitzen ein äußeres Hautgelenk. Bei der Öffnung krümmen sie sich nach außen, wobei die Eisodial-Öffnung auf der gesamten Länge wenig,aber gleichmäßig geöffnet wird (s.Taf.III,1). Durch die zarteren Innenleisten wird die Opisthialöffnung weiter geöffnet, sodaß auch hier der Porus umgekehrt trichterförmig geöffnet wird (Taf.XXXII,6).

Physcomitrium zeigt einen breiteren Querschnitt mit stärkeren Wandanlagerungen und markanteren Leisten; damit könnte es eine evtl. Verwandtschaft dieses Funktionstyps mit dem der Polytrichaceen verdeutlichen.

Die ovate Querschnittsform ist nicht ausschließlich auf die Funariaceen (s.KUHLBRODT 1923,S.367ff) beschränkt, sondern auch bei Bryaceen-Gattungen, den Buxbaumiales u.a. Moosen vertreten. Den nach innen trichterförmigen Öffnungsmodus finden wir auch bei vielen Pteridophyten und höheren Pflanzen (Psilotum, Lycopodium, Equisetum, Ophioglossum, Gymnospermen, Casuarina, Tradescantia, Helleborus u.a.;s.ZIMMERMANN 1927).

Ovate Querschnittsformen mit gleichmäßiger "Xeromorpher" Wandverstärkung treten bei vielen rundporigen Laubmoosen in Setanähe auf mit allgemeiner Verstärkungstendenz des Gewebes. Bei kleinen Kapseln mit wenigen Stomata können sie die gesamte, wohl weitaus funktionslose Stomata-Garnitur stellen.

Spaltöffnungen mit hochovalem Querschnittsbild

Bei dieser Querschnittsform wachsen die Schließzellen nach der Teilung bis zur Porusöffnung nicht mehr; dadurch entsteht das hochovale Lumen mit weitem Porus und meist sehr starken Wandverdickungen, bei dem jegliche Bewegung unmöglich geworden ist. Solche Stomata, die meist nur einzeln in der Setanähe einiger

Arten zu finden sind, zeigen auch starke Wachsauskleidungen der inneren Atemhöhle und einen weiten, stets offenen Porus.

Extrem reduziert sind schließlich die Stomata bei Fissidens osmundoides, wo die Schließzellen nur noch "kalottenförmig" auf den Epidermiszellen aufsitzen (s.Taf.XXIX,1o; sonstige XXIX, 4,8+9;XXXII,2+3. Ähnlich Rhynia major! s.ZIMMERMANN 1927,S.149).

Zusammenfassende Betrachtung der Querschnittsformen der Laubmoos-Spaltöffnungen

Bei der Querschnittsform der Laubmoos-Stomata wird allgemein folgender Zusammenhang deutlich: Große, lang- oder spindelporige Stomata besitzen ein flaches und breites Querschnittslumen. Je gedrungener das Lumen infolge verringerten Flächenwachstums wird, desto mehr werden die Wände verstärkt, was sich zuerst in einer funktionsbegünstigenden Struktur-Differenzierung äußert, später aber diese Strukturen wieder verwischt und zur zunehmenden Funktionsuntüchtigkeit führt, da das Wandmaterial, das vornehmlich zum Flächenwachstum zur Verfügung steht, bei verringertem Flächenwachstum in der Dicke angelagert wird. Parallel zu dieser Entwicklung stellen sich Modifikationen der Bewegungsweisen ein. Die verschiedenen Abwandlungen sollten aber nicht als phylogenetische Ableitungsreihen gedeutet werden, da schon an einer Mooskapsel verschiedene Querschnittsformen je nach Lokalisation gebildet werden können.

Bei den Funktionsweisen der Laubbmoos-Stomata sind zwei Haupttypen zu unterscheiden:

1. Die ungehinderte Vertikalbewegung langer Außen- und Innenwände bei flacheren Querschnittsformen. Modifikationen stellen hier der Polytrichum-, Funaria- und Bryum-Typ mit stärkeren Bewegungs-Differenzierungen der Innen- und Außenwände dar.

2. Die behinderte, nur einseitige Bewegung (meist der Innenwand) bei ovaten bis rundlichen Querschnittsformen.
Hier begegnen uns immer häufiger bewegungsunfähige Stomata mit abgerundetem bis hochovalem, stark verdicktem, undifferenziertem Lumen, die meist zu den rundporigen Laubmoosen gehören und in der Setagegend liegen. Die epidermiszellähnlichsten Stomata stellen somit die reduziertesten und nicht die ursprünglichsten Formen einer Reduktionsreihe dar (FORSCH 19o5).

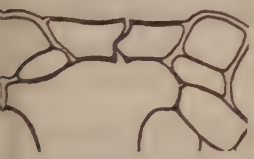
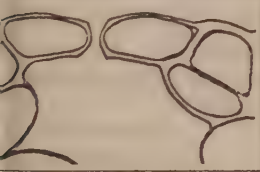
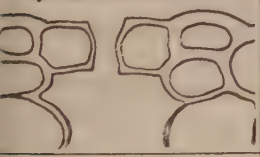
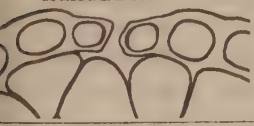
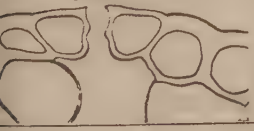
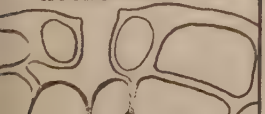
Entsprechend dürfte der "Archetyp" KUHLBRODTs eine fortgeschrittenere Stellung einnehmen. In diesem Zusammenhang ist interessant, daß die Stomata der Rhynia-Arten gegenüber denen von Asteroxylon einen reduzierteren Eindruck machen (ZIMMERMANN 1927).
Für den Reduktions-Charakter der solcherweise charakterisierten Stomata-Formen der Laubmoose spricht, daß sie stets mit einem reduzierten Assimilisationssystem verbunden sind. Diese Stomata-Formen stellen deshalb keine Ausgangsformen für eine Höherentwicklung dar, weil sie keinen selektiven Vorteil besitzen, und die Moose, die für ihre Sporenbildung und arterhaltenden Verbreitung auf eine Kapsel-Assimilisation angewiesen sind, durch die Transpirationsminderung der reduzierten Stomata-Formen benachteiligt wären und bald eliminiert sein würden.

Die Stomata einer Laubmoos-Kapsel sind nicht alle gleich geformt; in Setanähe sind sie gedrungen, verstärkt und meist inaktiv; die aktiven im apikalen Apophysenteil sind dagegen flacher und dünnwandiger. Ähnliche Verhältnisse treffen wir auch bei den Stomata höherer Pflanzen an deren verschiedenen Organen.(WARNCKE 1912; VOSS 1917; WASSERMANN 1924).

Die systematische Zugehörigkeit zeigte sich für die Querschnittsform der LaubmooseStomata nicht als entscheidend; vielmehr treten in verschiedenen Gruppen dieselben konvergenten Formen auf, oder auch innerhalb einer Gruppe verschiedene Formen, was seinen Grund in gewissen ökologischen Adaptationen haben mag.

Der Satz ZIEGENSPECKS (1941,S.51): "Die Radiomizellierung der Schließzellen ist der Schlüsselpunkt der Öffnungs- und Schließbewegungen der Spaltöffnungen", läßt sich im Hinblick auf die Bewegungsweise der Laubmoos-Spaltöffnungen durch den Satz STÅLFELTs (1956,S.335f)ergänzen: "In der ungleichmäßigen Verteilung des Wandmaterials liegt wohl der wichtigste Mechanismus für die Lenkung der turgorbedingten Volumenänderung. Er darf jedoch nicht als der einzige betrachtet werden, da auch andere Faktoren in derselben Richtung wirken können,...".

Verteilung der Stomatatquerschnitts-F

uerschnittsform	Fissidentales	Grimmiales	Dicranales	Pottiales
chteckig bis trapezförmig 		Grimmia pulv. Grimmia oval.		Encalyptaceae Weisia virid. Tortula subul. Pottia lanc. Tortella tort. Bryoerythroph.
Elliptisch 			Ceratodon pur. Dicranella	Desmatod.lat. Tortula rur.
Kurzrechteckig		Schistid.apo. Racomitr.pat.	Saelania gl. Dicran.scop. Paraleucobr.	Tortula mur. Oxysteg.cyl.
Quadratisch 	Fiss.crassip.	Racomit.acic.	Seligeria pus. Blindia acuta	
Rundlich 	Fiss.crist. Fiss.taxif.	Racomit.fasc.	Dichodont.pel. Anisothec.var.	Barbula spec. Didymod.spec.
Ovat 	Fiss.bryoid. Fiss.pusil.	Racomit.sud.		
Hochoval 	Fiss.osmund. (Fiss.crist.)	(Racomit.sud.)		

Formenaufverschiedene Laubmoosgruppen

Eubryales u. Funariales	Isobryales u. a.	Hypnobryales		Hypnales	Haupt-Vertreter
		Amblystegiac.	Brachytheciac		
	Homalia trich				Encalyptac.
	Orthot.spec.	Cratoneurac.			Cratoneurac.
Tetraplodon	Orthot.diaph				
Pohlia drum.	Ulota bruch.	Amblyst.var.		Hylocomium	Splachnac.
	Thamnium al.	Amblys.serp.		Plagioth.und.	(&Pohlia)
	Anomodon at.	Campyl.rad.		Plagioth.syl.	
Meesia long.			Brachyth.oxy	(Plagiot.syl.)	
Mnium undul.			Br.velut.,	(Hylocomium)	Polytrichac.
			Br.rutabul.	Ctenidium m.	Brachythe-
			Homaloth.ph.		ciaceae
			Platyhypnid.		
			Eurhynch.str.		
Splachn.sph.	Orthot.anom.	Drepanoc.ver		Rhytid.triqu.	
Bryum capil.	Orthotr.aff.	Hygramb.ten.		Pterygynandr.	Orthotri-
Pohlia spec.	Ulota crispa	Hygrohyp.lur			chaceae
		(Anomod.att.)	Cirriph.reich	Isopterygium	
		Amblys.conf.	Cirriph.crass	Plagioth.dent	Seligerac.
		Amblyst.jur.	Rynchost.mur.	Plag.laet.,	
				Plag.latebr.	Plagiothe-
				Rhytid.lor.	ciaceae
Mniaceae	Hookeria		Brach.plum.		
			Brach.reflex.	Hypnum spec.	Mniaceae
					Hypnaceae
Funariaceae					
Bryaceae		Campylophyl.	Brach.rivul.	Pleurozium	Funariaceae
Bartramiaceae					Bryaceae
				(Hypn.cupres.)	
				(Pylaisia p.)	

Fünftes Kapitel

Übersicht über die Verhältnisse der Spaltöffnungen in den verschiedenen Laubmoos-Gruppen

In diesem abschließenden Kapitel sollen die Stomata-Verhältnisse von Laubmoos-Familien mit Vertretern der heimischen Flora im Überblick betrachtet werden. Die dabei zwischen den Familien oder Gattungen aufgeführten Beziehungen betreffen weithin nur die Stomata-Merkmale und wollen lediglich morphogenetisch, nicht phylogenetisch verstanden sein.

Genauere Detailangaben über die einzelnen Arten sind am Schluß dieses Kapitels in einer Arbeitstabelle zusammengestellt; dabei wurden die Familien, Gattungen und Arten hauptsächlich nach ihren Stomata-Zahlen angeordnet.

Andreaeales

Andreaeaceae: Keine Stomata!

Kleine runde Kapsel mit dünner Epidermis; Kapselgewebe liegt mit wenigen Schichten ohne Luftraumsystem direkt an; wohl direkte Gasdiffusion durch Epidermis und Gewebe. Sehr isoliert stehende Bryophytengruppe mit verschiedenen Kapsel-Besonderheiten. (WALDNER 1879).

Buxbaumiales

Buxbaumiaceae: Buxbaumia aphylla

Stomata rundporig; sehr klein (2o x 25 µm), über 3o in einem Ring an der Apophysenbasis verteilt; "orthotrichoid" eingesenkt, in Setanähe oft weniger eingesenkt. Stomata fast alle einzellig, dabei auch querporig-quergeteilt.

Querschnitt ovalrund, verdickt und mit deutlichen Leisten; in der Bewegungsweise den Mniaceen ähnlich.

Buxbaumia indusiata: Stomata etwas größer und geringer in der Anzahl; sind phaneropor und bestehen stets aus zwei Schließzellen, besitzen früh Pfropf-Verstopfung. Seta kürzer und Apophyse weniger deutlich als bei voriger Art. Von BÜNGER (189o,S.194f)als

Übergang zu den Diphysciaceen gedeutet. (SCHMIDEL 1758).

Diphysciaceae: Diphyscium foliosum

Stomata rundporig, häufig querporig und oft breitoval (35 x 25 µm). 15-2o auf unterem Kapselteil locker verstreut. Kapsel sitzend und fast ohne Seta und abgegrenzter Apophyse. Phaneropor. Querschnitt ovat mit guter Leistenbildung.

Insgesamt systematisch isoliert stehende Gruppe mit unscheinbarem, früh schwindenden Gametophyten; Sporophyt asymetrisch-dorsiventral gebaut als großer Assimilisationsapparat. Stomata weisen starke Reduktionserscheinungen auf!

±P_o_l_y_t_r_i_c_h_a_l_e_s_

Polytrichaceae: Stomata langporig (längste Pori der Laubmoose bis Sehr groß: 4o x 65 µm (P.strictum) bis 7o x 1oo µm (P.commune als größte Formen); sehr zahlreich: 5o (P.strictum) bis ca.25o (P.juniperinum). Epidermiszellen der Apophyse sind dagegen extrem klein, dadurch wurde evtl. charakteristische Apophyseneinsenkung bedingt: Flach (P.alpinum), muldig (P.gracile), eingekerbt (P.strictum u.formosum), tief eingeschnitten (P.commune, piliferum u.juniperinum). Wird oft als"gemeinsame äußere Atemhöhle" gedeutet zur Transpirationsminderung (HABERLANDT 1886,S: 471; BÜNGER 189o,S.197), deren Wirkung durch die behaarte Kalyptra noch verstärkt wird: bis unter die Kapsel reichend (P.strictum), so lang wie Kapsel (meiste), kürzer als Kapsel (P.alpinum), Hälfte der Kapsel (P.gracile; später geschlitzt und schirmförmig. Kalyptra einseitig (Oligotrichum). Kalyptra-Farbe (in ähnlicher Weise wirksam): Rotbraun (P.alpinum), rostgelb (P.gracile), gelbbraun (P.formosum u.strictum), goldgelb (P.commune).

Stomata liegen in Apophysenrinne gedrängt und bilden oft Ringe: P.alpinum (3), P.piliferum u.strictum (1), bei Oligotrichum Verteilung über untere Kapselhälfte (5-6 Ringe), nicht eingesenkt mit Kranz kleiner Epidermiszellen; bei Psilopilum oft Stomata einzeln eingesenkt.

Fehlbildungen: Viele Mehrlingsbildungen wegen dichter Lagerung, daneben Mehrzell-Stomata und fusionierte charakteristisch, auch ohne Porus-Öffnung (bei Dendroligotrichum alle 45o Stomata! s. KUHLBRODT 1923,S.381), nur wenige geöffnet bei P.alpinum u.gra-

cile; bei P.alpinum Fehlbildungen besonders häufig!

Charakteristischer Querschnittstyp mit ovaler Form, Wandanlagerungen, Gelenkstellen u.a., "schildförmig" erhaben; Porus oft linsenförmig wegen Leistenverschmelzung, aber Sondertyp der "Stomata ohne Zentralspalt" nicht allgemein verbreitet (z.B. nicht bei P.alpinum u.gracile u.a.)

Ebenfalls besondere Öffnungsmechanik mit Betonung der Außenwände, die fast ein Scheitelgelenk bilden.

Kapselform: Rund (P.alpinum), stumpfkantig (P.gracile - eiförmig, P.formosum - länglich), scharfkantig (P.piliferum - eiförmig, P. juniperinum - länglich), kubisch (P.commune u. strictum).

Innere Atemhöhle: Sehr klein (P.alpinum), klein (P.gracile), größer (P.formosum u.commune), groß (P.piliferum), offen (P.strictum)

Die Gattungen Pogonatum und Atrichum besitzen keine Stomata! Dabei zeigt Pogonatum eine Apophysenmulde, Spannfäden und Sporensackeinfaltungen u.a., erweist sich demnach noch nicht so stark reduziert wie Atrichum, dem solche Bildungen fehlen.

Allgemein zeigen die Polytrichaceen einen einheitlichen, etwas abseitsstehenden, charakteristischen Stomatatyp, was auch ihrer isolierten systematischen Stellung entspricht.

Aus den verschiedenen Kapsel- und Stomataverhältnissen ergibt sich etwa folgende Reihen-Gruppierung:
P.juniperinum und piliferum - P.commune ,formosum und strictum - P.gracile und alpinum.P.juniperinum und P. gracile zeigen dabei nicht so viele und entscheidende Ähnlichkeiten,daß eine Unterordnung als Varietas (s. Index Muscorum) als zwingend erscheint. P.alpinum zeigt die meisten Merkmale,die zu Pogonatum (bes. P. urnigerum) überleiten könnten.Etwas abseits steht Oligotrichum mit weitverteilten Stomata,ähnlich Psilopilum (mit Einsenkungen), das damit zu den tropischen Polytrichaceae (Lyellia)hinweisen könnte(LORCH,1909 ; Meyer 1922; Vaizey ,1888;WENDEROTH ,1931).

Rundporige Acrocarpi

Fissidentales

Fissidentaceae:
Stomata rundporig,selten querporig und quergeteilt (F.osmundoides, F.pusillus);sehr klein:20x25 µm (F.bryoides),bis mittelgroß: 45 x 45-48 µm (F.crassipes);Anzahl sehr gering:5 - 15.Epidermiszellen dagegen groß (halb oder so groß wie Stomata),bilden keinen Kranz; kleine Stomata zartwandig,größere derbwandig mit Anlagerungen, meist eckig und dadurch epidermisartig erscheinend.Meist in einem Ring verteilt.Apophyse undeutlich und gering ausgebildet. Fehlbildungen allgemein häufig (bes.bei F. cristatus mannigfaltig); meist quergeteilt:F.taxifolius - fast alle,F.osmundoides - über die Hälfte,F. cristatus - die Hälfte;meist ungeteilt oder Auflösung der Trennwand (F.adianthoides);aus Schließ- und Epidermiszelle (F.rufulus).
Beim Querschnitt ebenfalls sehr reduzierte Verhältnisse,Anlagerungen, keine oder nur geringe Porusdifferenzierungen.Lumen allgemein quadratisch (F.crassipes),rund (F.taxifolius u.cristatus), ovat (F.pusillus und bryoides),hochoval (vereinzelt bei F.cristatus), extrem "kalottenförmig" bei F.osmundoides .Stomata wohl nur wenig bewegungsfähig!
Wohl hauptsächlich Gasdiffusion durch die Epidermis,meist 1 - 2 subepidermale Schichten vor Atemraumspalt,innere Atemhöhle mit direktem Anschluß.
Fissidens fontanus:Keine Stomata!Wassermoos!Sollte evtl.deswegen und wegen anderer Merkmale in eigener Gattung Octodiceras belassen werden (FIALA , 1969).
Stomata -Verhältnisse stark reduziert und eigenständig,entspricht dieser systematisch relativ isolierten Gruppe (evtl.Verbindung mit rundporigen Dicranales möglich).

Archidiales

Archidiaceae: Archidium alternifolium
Stomata fehlen!Monotypischer systematischer Reliktvertreter mit

charakteristischen,stark reduzierten Kapselverhältnissen. Assimilation der Kapselepidermis und der wenigen darunterliegenden Schichten wohl ausreichend (LEITGEB , 188o)

D i c r a n a l e s

Epidermiszellen in der Aufsicht langgestreckt und um Stomata wenig geteilt (ähnlich Fissidentales);Stomataverhältnisse wenig reduziert (bes. bei der Querschnittsform).Charakteristisch sind besondere Apophysenbildungen (Wulst oder Kropf) und ganz bestimmte,wiederkehrende Fehlbildungen(ungleiche,verschobene Hälften,Auflösung der Trennwand ,Epidermisähnlichkeit u.a.). Die Ausstattung des Atemhöhlensystems wird zunehmend reduziert (Spannfäden werden zu rundlichen Assimilatorenzellen oder zu flachem Epithel,schließlich wird bei xerophilen Formen der Atemraumspalt mit Wachs ausgefüllt).Ferner läßt sich auch an anderen Merkmalen eine Reduktionsreihe aufstellen,die allgemein von Vertretern mit zahlreichen großen Stomata bis zu stomatalosen Arten ohne Atemraumspalt reicht (s.u.).

Ditrichaceae:
Stomata rundporig,einheitlich mittelgroß (35 x 4o µm),deutlich größer als Epidermiszellen im schmalen Apophysenbereich der meist kleinen Kapseln;sehr wenige : 3 - 5 (Saelania glaucescens),bis 1o-12,meist in einem Ring angeordnet,nur bei Pleuridium palustre locker über die Kapsel verteilt.
Apophysenwulst bei Ditrichum heteromallum und pusillum,Kropf bei Ceratodon purpureus.Relativ wenig Fehlbildungen;nur bei Pleuridium alternifolium zahlreich,bei Distichium capillaceum oft aus ungleichen Hälften,bei Ditrichum heteromallum 2/3 quergeteilt.Querschnitt kurzrechteckig und zartwandig(Ceratodon) bis oval(Saelania);Pteridophyten-Bewegungstyp (KUNTZEN , 1912)

Seligeraceae
Stomata rundporig , bei kleinen Kapseln sehr klein:25 x 28 µm (Seligeria pusilla,brachyodontium),sonst mittelgroß,35 x 4o µm

(Blindia);deutlich größer als die Epidermiszellen und oft breiter als lang (Blindia).Geringe Anzahl:5 - 1o,an schmaler Apophyse in einem Ring angeordnet (Seligeria),sonst über größere Apophyse verteilt (Blindia).Wenige Fehlbildungen,nur bei Seligeria zahlreicher (häufig ohne Trennwand).
Querschnitt mehr quadratisch und zartwandig;Pteridophyten-Bewegungstyp.Blindia und Seligeria pusilla wohl zwei extreme Vertreter, die mit zahlenmäßiger Reduktion bei kleiner werdender Kapsel zur stomatalosen Art Trochobryum überleiten (hier wohl Assimilationsversorgung durch dünne Epidermis).

Dicranaceae:
Stomata an kleinen Kapseln rundporig,geringer in der Anzahl und kleiner (5 bis max.2o,27 x 3o µm,allgemein bei Anisothecoideae); an großen Kapseln zahlreicher und größer und spindelporig:35 x 4o µm,über 2o (Dicrana),Paraleucobryum und Trematodon ambiguus ca. 3o,Fruchia bis 5o,Trematodon aureus bis 1oo Stomata!
Meist in ein bis zwei Ringen verteilt;Epidermiszellen oft lang gestreckt,wenig geteilt und kaum Kranz bildend;bei Trematodon mit zerstreuten Stomata auf verlängerter Apophyse Epidermis fast ungestört,wie bei Anthoceros!Sonst Apophyse oft kropfig (Dicranella cerviculata,Cynodontium polycarpum,Oncophorus virens,Kiaeria starkei,auch bei Trematodon an der Basis).Relativ wenige Fehlbildungen,zahlreicher nur bei Dicranoideae (Dichodontium über die Hälfte Vierzellstomata;Dicranum undulatum:Hälfte aus ungeteilten und viele fusionierte (auch D.muehlenbeckii).Durch Epidermisumgebung häufig viereckiger Umriß bedingt,daneben häufig verdickt und dadurch epidermisähnlich erscheinend.Charakteristische Fehlbildungen sind epidermisartige,fusionierte,ungeteilte oder solche mit ungleichen verschobenen Hälften.
Querschnittbild allgemein kurzrechteckig und zartwandig (Dicranoideae) bis oval (Dicranella) oder rund (Dichodontium,Anisothecium),dabei xeromorph verdickt,mit wenig Differenzierungen und wachsimprägniert,dabei wohl funktionsunfähig,gegenüber sonst normaler Funktionsweise mit guter Porusdifferenzierung.
Daraus ergibt sich etwa folgende Reihe:Trematodontoideae - Paraleucobryum und Dicranoideae - Anisothecoideae - Campylopoideae (ohne Stomata,oft nur rudimentäre Initialen oder epidermisähnliche Bildungen)Assimilationsversorgung durch dünne Epidermis (Dicranella cerviculata und heteromalla,Dicranodontium,Campylopus).

Leucobryaceae:
Stomata fehlen!Tropische Familie mit einzigem einheimischen Vertreter,selten fruchtend.Nur rudimentäre Stomata-Initialen und epidermisartige Bildungen.Apophysenkropf.

P o t t i a l e s

Relativ uneinheitliche Gruppe mit Reduktionsreihe (ähnlich Dicranales),aber doch etwas höher stehend (deutliche Ringanordnung,Epidermis stärker geteilt und im Kranz um Stomata angeordnet,weniger Fehlbildungen,geringe Apophyse - außer Encalyptaceae!).
Encalyptaceae bilden deutlich abgesetzte Gruppe,die an den Anfang zu stellen ist;dagegen sind Cinclidotaceae (Calymperaceae) am stärksten reduziert (ohne Stomata),Pottiaceae bilden Übergang zwischen beiden.
Encalyptaceae:
Stomata spindelporig(oder ovalporig),groß(E.rhabdocarpa sehr groß: 45 x 6o µm),mit regelmäßigem,oft etwas eckigem Umriß (E.ciliata); E.ciliata nur mittelgroß (3o x 35 µm) und unscheinbar.Anzahl und Anordnung stark verschieden:E.ciliata : bis 5o locker über ganze Kapsel verteilt,Epidermis langzellig und wenig geteilt;E.streptocarpa:ca.4o im unteren Kapselteil verteilt,Epidermiszellen geteilt, aber nur undeutlichen Kranz bildend (rundlich);E.vulgaris:ca.2o in Ring um die Kapselmitte verteilt,Epidermiskranz deutlicher,meist länglich;E.rhabdocarpa:ca. 1o - 12 in einem Ring an Kapselbasis angeordnet,mit deutlichem Epidermiskranz,alle länglich.
Apophyse lang bei E.longicollis,brevicollis und affinis,kürzer und deutlich abgesetzt bei E.rhabdocarpa und ciliata,undeutlich bei E.vulgaris und streptocarpa;Fehlbildungen selten,häufig ungeteilt (E.vulgaris).
Querschnitt : Rechteckig- "kastenförmig",zartwandig,mit Pteridophyten-Bewegungstyp.Sehr lange Kalyptra; nach BÜNGER 1890,S.197 sind Stomata xerophil in ihren Schutz gewandert(ähnlich Orthotrichaceae).Relativ einheitliche Gruppe mit ursprünglichen Stomataverhältnissen.

Pottiaceae:
Stomata klein und rundporig (ab 27 x 33 µm),oder groß und oval bis spindelporig (Tortuleae 55 x 65 µm),auch breiter als lang und querporig (Barbuleae,Didymodon trifarius).Kleinkapselige mit weni-

gen Stomata (Weisieae u.a. 5 - 1o),großkapselige mit mehreren (15 - 2o).Bei allen in mehr oder weniger dichtem Ring angeordnet (Barbulae,Dydimodon spadiceus)!Größere Stomata von langgestreckten Epidermiszellen umgeben,bei kleineren geteilt und Kranz bildend.So groß (Barbulae),meist aber deutlich größer als Epidermiszellen.
Relativ wenige Fehlbildungen,meist Zwillingsstomata,quer oder ungeteilt,bes.in Setanähe.
Querschnitt stark variierend:Größere Stomata rechteckig bis kurzrechteckig oder langoval mit deutlichen Leisten,bei kleineren oval bis rundlich,mit keromorphen Anlagerungen und Wachsimprägnierungen,gering eingesenkt und wohl meist bewegungsunfähig.Innere Atemhöhlen werden entsprechend umgewandelt.
Übergangsgruppe mit etwa folgender Reihe:Leptodontioideae (Desmatodon,Tortula u.a.) - Trichostomoideae - Pottioideae und Weisioideae-Barbuloideae.Oft mit Dicranaceae parallele,konvergente Reduktionsstufen:Trematodon - Desmatodon,Dicranoideae - Leptodontioideae, Anisothecoideae - Barbuloideae u.ä.

Cinclidotaceae:
Stomata fehlen meist!Nur C.mucronatus ca.15 - 2o,daher als eigene Gattung Dialytrichia mucronata gerechtfertigt erscheinend,auch trockenerer Standort;alle übrigen sind Wassermoose.

Calymperaceae: Calymperes sommieri •

Stomata fehlen!Geographisch isolierter Vertreter einer tropischen Familie.Bei C.dozyanum (boulayi) stellte GOEBEL 193o,S.1o25,Fußnote 1) noch reduzierte Formen fest.

G r i m m i a l e s

Grimmiaceae:
Stomata rundporig und meist klein:27 x 27 µm (Gr.tergestina) bis 32 x 35 µm (Coscinodon);Anzahl gering:5 - 15 (Grimmia),bis 1o - 25 (Racomitrium,R.aciculare bis 5o!).Stomata meist in einem Ring auf der schmalen ,undeutlichen Apophyse verteilt.Epidermiszellen geteilt und Kranz bildend bei Grimmia,gestreckt bei Racomitrium; Stomata hier dann auch eckig und mehr ovalporig.
Fehlbildungen relativ häufig (bes.Grimmia tergestina,Coscinodon, Racomitrium canescens),dabei meist quer- oder nicht geteilt;bei Racomitrium noch Porusreduktion und epidermiszellartige Stomata

(eckig mit Anlagerungen).
Querschnitt:Kurzrechteckig,mit deutlichen Leisten bei Grimmia (Grimmia commutata mit starken Außenleisten);mit Anlagerungen bei Racomitrium,auch stärker xeromorph und wohl oft bewegungsunfähig (hochoval).
Stomata fehlen bei einigen Grimmia-Arten der Alpestris-Gruppe, doch nicht fixiert und obligat:Grimmia montana und atrata;Hydrogrimmia mollis,Schistidium alpicola u.apocarpum var.rivularis als Wassermoose(LOESKE ,1930,S.9 ff)häufig noch mit Initialen und Rudimenten.Allgemein einheitliche Gruppe mit mittleren Reduktionsverhältnissen:Racomitrium eigenständiger und xeromorpher; R.patens als echte Übergangsform.Reihe:R.aciculare - R.patens, Grimmia,Coscinodon,Schistidium,Hydrogrimmia (bes.bei Stomata - Anzahl).

Langporige Acrocarpi
Funariales

Bilden mit Bryales zusammen eine relativ einheitliche Gruppe mit zahlreichen,langporigen,"schildförmigen",großen Stomata, mit wenigen Fehlbildungen und guter Assimilationsleistung;die Apophyse ist meist stark entwickelt. Die Entwicklungsverhältnisse der Stomata sind sehr einheitlich und weichen von den übrigen Laubmoosen nicht so stark ab wie die Polytrichaceae.
Diese Gruppe zeigt in sich deutliche Modifikationen und Übergänge.

Funariaceae: Stomata schmal- und langporig; groß: 40 x 50 µm (Physcomitrium pyriforme) bis 35 x 40 µm (Funaria hygrometrica). Meist sehr zahlreich: Funaria hygrometrica ca. 200 bis max.330, Physcomitrium pyriforme 60-100; meist in regelmäßigem Muster über die massige Apophyse verteilt; bei kleineren Arten weniger und in Ringen angeordnet:
Physcomitrella hampei: ca. 30 in 2-3 Ringen; Funaria obtusa (= Enthostodon ericetorum): ca. 40 in 3 Ringen, kurze Apophyse; Funaria attenuata: ca. 60 in 4-5 Ringen, Apophyse gestreckt; Physcomitrium eurystomum: ca.30 in 2-3 Ringen, Apophyse abgesetzt; Funaria(=Enthostodon) fascicularis: ca.25 in 2 Ringen, kleine Apophyse; Pyramidula tetragona: ca. 20 in 2 Ringen, Apophyse abgesetzt; Physcomitrella patens: ca.15 in 1 Ring, Apophyse schmal; Physcomitrium sphaericum: ca.10 in einem Ring,Apophyse schmal.

Fehlbildungen selten (einige bei LORCH 1931, S.172), alle Stomata fusioniert ("Stomata funaroidea").
Querschnitt: "Schildförmig" erhaben, ovates Lumen (bei Funaria gedrungen, bei Physcomitrium länger), mit Gelenken u.a. funktionswirksamen Differenzierungen (Physcomitrella gering eingesenkt). Eigener Bewegungstyp mit nach innen trichterförmigem Porus. Assimilisationsgewebe stark entwickelt mit größerer Produktivität als der kleine, früh schwindende Gametophyt mit wenigen chlorophyllarmen Blättern. Kapselepidermis großzellig und dünnwandig.(LOESKE 1928, JANZEN 1929, GYÖRFFY 1907)

Ephemeraceae: Stomata kurzspindelig- bis ovalporig, oft breiter als lang; mittelgroß (40 x 35 µm); geringe Anzahl: E.sessile u. cohaerens: 15-20 locker über ganze Kapsel verteilt, E.megalosporum: 10-15 im oberen Kapselteil, E.serratum: 5-8 im Ring um Kapselbasis. Kapsel klein, rund, kurz gestielt; Apophyse schmal. Stomata normal 2-zellig; Epidermiszellen so groß oder größer als Stomata. Fehlbildungen selten als Zwillinge, meist quergeteilt und ohne Porus.. Stomata fehlen bei Nanomitrium tenerum mit einer sehr kleinen runden Kapsel. (MUELLER 1867)
Gruppe mit reduzierten Stomata-Verhältnissen, evtl. Übergang zu

Disceliaceae: Ohne Stomata ! Kleine, runde, gebogen ansetzende Kapsel. Monotypische Reliktgruppe (Discelium nudum), ähnlich den Catoscopiaceae bei den Eubryales.

Oedipodiaceae: Stomata langporig, sehr groß, ca.60; über verlängerte Apophyse verteilt. Monotypische isolierte Reliktgruppe (Oedipodium griffithianum); evtl. zu Splachnaceae überleitend, aber Blätter und Zellnetz ähnlich wie Mniaceae.

Splachnaceae: Stomata lang- (Splachnum) bis spindelporig (Tetraplodon); mittlere Größe und Anzahl: Spl.sphaericum 40 x 45 µm, 50-60; Tetraplodon angustatus 45 x 50 µm, bis 60; T.mnioides bis 100 Stomata, regelmäßig verteilt über die meist massige Apophyse: Langgestreckt: Tayloria (T.serrata wenig angeschwollen, 30 Stom.) Eiförmig: Tetraplodon; stärker anschwellend bei Splachnum-Arten: Sectio Ambullaria: Eiförmig bei Spl.ovatum (20), Spl.wormskioldii (50), Spl. ampullaceum (30), Spl.sphaericum (60), kugelig.
Sectio Umbracula: Spl.rubrum, luteum,und melanocaulon,Apophyse schirmförmig verbreitert.

schirmförmig verbreitert.
Mit der Apophysenvergrößerung geht eine auffällige Färbung parallel,die Stomata-Zahl nimmt jedoch nicht entsprechend zu,die Stomata verkümmern sogar vom Rande her mit Reduktionsformen.Die schirmförmige Apophyse ist also nicht als analoges Blattgebilde zur Assimilationsverstärkung,sondern mehr als blütenartiges Lockorganfür Dungfliegen zur Sporenverbreitungzu deuten;aus diesem Grunde ist sie auch klebrig und glänzend (GOEBEL 1930,S.1005 ff; bes.WETTSTEIN 1921,S.73 ff;schon BRYN,1897).
Fehlbildungen sind selten,nur einzelne schräg- oder quergeteilte und Mehrlingsformen (LORCH,1931,S.73 ff).
Querschnitt :rechteckig,gute Leistenbildungen(Splachnum etwas gedrungener);strahlenförmig angeordneter Epidermiszellkranz; gering "schildförmig" erhaben.Vertikaler Bewegungstyp.
Stark entwickeltes Assimilationsgewebe.
Gametophyt klein und rosettig,zweijährig,mit etwa gleicher Assimilationsleistung wie die Apophyse.
Von Funariaceae als eigenständige Gruppe deutlich abgehoben.

T e t r a p h i d a l e s

Tetraphidaceae:Isolierte Reliktgruppe,evtl.an Splachnaceae anschließend (ähnliches Blattzellnetz,auch oft mehrzelliges Peristom).
Tetrodontium brownianum:Knospenförmiges Protonema-Moos,kleine eiförmige Kapsel mit ca.5 relativ großen Stomata (33 x 38 bis 45 x 45 µm),rundporige Stomata,"mnioid" eingesenkt.Tetraphis pellucida: Ohne Stomata!Große Kapseln.

S c h i s t o s t e g a l e s

Schistostegaceae: Isolierte,stark reduzierte Reliktart mit winziger, dunkler,kugeliger Kapsel (Schistostega pennata).Stomata rundporig, klein(30 x 35 µm),wenige (ca.5);zahlreiche Fehlbildungen (bes.mehrzellige).Winziges Protonema-Moos.

E u b r y a l e s

Bryaceae: Stomata langporig,selten rundporig und breitoval (Bryum bicolor)Größe :35 x 38 µm (B.argenteum) bis 55 x 65 µm (Mniobryum), meist 40 x 50 µm.Größer als Epidermiszellen,die einen oder zwei deutliche Kränze bilden.Sehr zahlreich : 50 - 200 Stomata je nach

Apophysenlänge (Br. longisetum, Plagiobryum), Rhodobryum, Orthodontium, Epipterygium nur ca. 2o. Regelmäßig über die fast stets gut ausgebildete Apophyse verteilt.
Fehlbildungen relativ selten (außer Mniobryum wahlenbergii).
Querschnitt: Ovat bei Bryum (ähnlich Funariaceae), rechteckig bei Pohlia (ähnlich Splachnaceae); entsprechend verschiedene Bewegungstypen. "Schildförmig"; Mniobryum mnioid eingesenkt!
Gametophyt kräftig und überdauernd; gutes Assimilationssystem. Gruppe mit Übergangsformen (Querschnitt, Einsenkung).

Meesiaceae: Ähnliche Stomata-Verhältnisse wie Bryaceae (bes. Pohlia). Stomata groß (45 x 6o µm) und zahlreich: ca.1oo (Meesea uliginosa), ca. 5o bei Amblyodon bis 3o bei Paludella. Gleichmäßig über die abgesetzte Apophyse verteilt.
Querschnitt: rechteckig und gering erhaben.

Aulacomniaceae: In Stomata-Verhältnissen ebenfalls gut an die Bryaceae über Meesiaceae anschließend. Stomata kleiner (33 x 38 µm) und weniger zahlreich: 1o-2o in 1 Ring bis ca.5o in 2 Ringen (Aulacomnium palustre) an der Kapselbasis. Sehr regelmäßig geformt. Wenig Fehlbildungen.
Querschnitt: Kurzrechteckig, wenig erhaben.

Bartramiaceae: Stomata-Verhältnisse modifiziert an ovaten Bryum-Querschnitt anschließend. Philonotis am Bryum-ähnlichsten mit zahlreichen (bis 25o bei Ph.fontana), großen (35 x 55 µm bei Ph.seriata) Stomata auf der abgesetzten Apophyse. Mehrere Fehlbildungen.
Bei Bartramia-Arten Stomata kleiner: 3o x 35 µm (Plagiopus 2o x 3o µm)und weniger zahlreich: 3o (B.pomiformis) bis 1oo (B.halleriana), in 2-3 Ringen an der Kapselbasis. Stomata zartwandig, von der dickwandigen Epidermis eckig und breiter als lang verformt. Wenige Fehlbildungen. Gedrungen-ovates Lumen.

Catoscopiaceae: Monotypische Reliktart (Catoscopium nigritum) ohne Stomata!(Kleine, runde, dunkle Kapsel)

Mniaceae: Durch kryptopore Stomata gekennzeichnete, etwas abseits von den Eubryales stehende Familie.
Stomata spindelporig (nur Mnium marginatum langporig), relativ groß: 35 x 4o µm (Mn.hornum) bis 5o x 6o µm (Mn.marginatum);

Anzahl schwankt zwischen 15 (Mn.punctatum) und 5o (Cinclidium). In unteren Kapselteil oft zu 2-3 in Reihen angeordnet, bei Mn. rostratum über gesamte Kapsel verteilt mit zahlreichen Fehlbildungen, die sonst selten sind.
Querschnitt: Rund bis oval, gut differenziert; starre Außenwand. Eigener Bewegungstyp mit Bewegungs-Richtung nach innen; der Porus wird nach innen trichterförmig erweitert.
Verschiedene Einsenkungsformen: Trogförmig (Mn.stellare), kastenförmig (Mn.cuspidatum u.marginatum), trichterförmig (Mn.rostratum, undulatum u.hornum). Nicht als Xeromorphie zu verstehen, da durchweg Bewohner feuchtschattiger Standorte.

Timmiaceae: Stomata langporig, sehr groß (6o x 7o µm), ca.3o sehr locker über die verlängerte Apophyse verteilt. Einige Fehlbildungen. Stomata-Verhältnisse ähnlich denen der Meesiaceae.

_I_s_o_b_r_y_a_l_e_s_

Stomata spindelporig mit kurzrechteckigem Lumen; pleurokarpe Vertreter mit kleineren, oval- bis rundporigen Stomata. Allgemein wenige Fehlbildungen und geringe Apophysenausbildung.

Ptychomitriaceae: Kleine Moose mit kleinen Kapseln und schmaler Apophyse. Stomata spindelporig, relativ klein, geringe Anzahl: 5 (Campylosteleum) bis 1o (Ptychomitrium). Glyphomitrium daviesii ohne Stomata! (Geographisch isolierter Reliktvertreter)

Orthotrichaceae: Stomata spindelporig; mittelgroß: 35 x 4o µm (O.diaphanum) bis 45 x 5o µm (Ulota bruchii); mittlere Anzahl: 1o-25 bis 4o-5o (Ulota drummondii, Zygodon forsteri).
Verschiedene Anordnungsweisen: Im oberen Kapseldrittel (O.diaphanum), oberhalb der Mitte (O.affine), in der Mitte (O.anomalum, rupestre, striatum u.schimperi), unterhalb der Mitte (O. lyellii, speciosum; allgemein Ulota), an der Kapselbasis (allgemein Zygodon; bei Z.forsteri Apophyse verlängert, sonst kurz). Stomata locker in Ringen verteilt, oft in Kapselfurchen Längsreihen gebildet (O.striatum, Ulota). Anordnung erstmals von DIXON (1924) als Bestimmungsmerkmal herangezogen. Nach BÜNGER (189o,S.197) sind Stomata wie bei Encalypta in Kalyptraschutz gewandert. Fehlbildungen selten. Auch in Kapselmitte Epider-

miskranz gebildet. Querschnitt kurzrechteckig, dünnwandig mit deutlichen Leisten; gute vertikal gerichtete Beweglichkeit.

Viele Orthotrichen sind kryptopor, wobei die Kranzzellen einen Ringwall (TSCHIRCH 1880/82,S.140f) um die Stomata bilden; nach LORENTZ (1867,S,673) kann dieser im Jugendstadium noch als zusätzlicher Verschlußmechanismus dienen.

Diese beiden Typen beobachtete erstmals ARNOTT 1843; sie wurden bald darauf von De NOTARIS ("Cronaca della Bryologia Italiana") als "Stomata normalia et sphincteriformia", von MILDE (1869,S. 52) als "phaneropor und kryptopor" unterschieden. Hierbei ist meist keine eindeutige ökologische Zuordnung möglich, da Orthotrichen feuchter Standorte oft kryptopor, solche trockener Orte phaneropor sind. Ulota ist nur gering eingesenkt.

Die Einsenkung ist ein Merkmal folgender Orthotrichum-Sektionen:

Sectio Speciosa: (gering eingesenkt, gestielte Kapseln) O.speciosum (mit ssp.elegans u.fuscum, var.killiasii u.macroblephare) O.laevigatum.

Sectio Cupulata: (Gering eingesenkt, sitzende Kapsel) O.anomalum (mit var.saxatile), O.cupulatum (mit var.riparium, juranum, u.sardagnanum) O.urnigerum (mit var.schubartianum,venturii u. perforatum).

Sectio Pulchella: (Tiefer eingesenkt) O.pulchellum (mit var.winteri), o.scanicum.

Sectio straminea: (Gering eingesenkt, weiter Vorhof) O.pallens, (mit ssp.pallidum),O.arnellii, O.paradoxum (mit var.leucomitrioides), O.pumilum (mit ssp.fallax). O.philibertii.

Enger Vorhof: O.tenellum, O.rogeri (mit var.auridens), O.schimperi, O.microcarpum, O.stramineum (mit var.alpestre), O.patens, O.stellatum.

Sectio Diaphana: (Tief eingesenkt) O.diaphanum

Sectio Rivularia: (Sehr tief eingesenkt) O.rivulare, O.sprucei.

Phaneropor sind die Sectiones Affinia, Arctica, Striata (=Leiocarpa), Obtusifolia und Rupestria mit nur 10 Arten gegenüber 22 kryptoporen Arten in Mitteleuropa.

In Stomata-Verhältnissen relativ einheitliche Gruppe. Ähnliche Ausgangsgruppe wie Encalyptaceae und Oratoneuraceae innerhalb der zugehörigen Laubmoos-Ordnungen; nach den Standortsverhältnissen und -beeinflussungen den Grimmiaceae ähnlich.

Hedwigiaceae: (Nur Hedwigia ciliata heimisch) Stomata spindelporig, klein (32 x 36 µm), wenige: 8-12 in 1 Ring an der Kapselbasis verteilt. Kaum Fehlbildungen (Zwillinge). Querschnitt rundoval, mnioid eingesenkt; Bewegung ebenfalls ähnlich Mniaceae.

_P_l_e_u_r_o_c_a_r_p_i_

Leucodontaceae: Gruppe aus geographisch isolierten Vertretern. Stomata rundporig, klein und oft breitoval: bis 32 x 28 µm (Antitrichia); wenige: 15 (Pterogonium) bis 2o (Antitrichia) in 1-2 Ringen über schmale Apophyse verteilt. Bei Leucodon sciuroides ca.7 Stomata, nicht fehlend, wie bisher angenommen!

Cryphaeaceae: Geographisch isolierte Arten. Cryphaea heteromalla mit ca.12 Stomata; bei Wasserform C.h. var.aquatilis fehlend!

Neckeraceae: Stomata rundporig (Neckera) bis oval (Homalia); sehr klein: bis 27 x 32 µm; wenige: 25 (Homalia) bis 1o (Neckera); liegen auf schmaler Apophyse zerstreut. Fehlbildungen relativ häufig (Homalia), oft aus Schließ- und Epidermiszelle.
Querschnitt flachrechteckig, zartwandig,wenig eingesenkt (Homalia).

Thamniaceae: Thamnium alopecurum ähnlich Homalia. Stomata spindelporig,27 x 32 µm,1o bis 15 in 2 Ringen verteilt.Wenig Fehlbildungen.
Querschnitt :Rechteckig mit Anlagerungen,gering eingesenkt.
An Neckeraceae,bes.Homalia,anschließend.

Lembophyllaceae: Ebenfalls ähnliche Verhältnisse wie Neckeraceae, mehr oval bis rundporig;28 x 33µm,1o -15 in einem Ring verteilt (Isothecium myurum).Wenige Fehlbildungen,unscharfe Abgrenzung gegen Brachytheciaceae.
Climaciaceae: Climacium dendroides
Ovalporig,25 x 3o µm;ca.1o in einem Ring verteilt.Wenige Fehlbildungen.

Fontinalaceae: Stomata fehlen!Wassermoos mit sitzenden Kapseln.

H o o k e r i a l e s

Hookeriaceae: Hookeria lucens

Stomata rundporig;groß (5o x 45 µm),oft breiter als lang,vier - eckig,derb verdickt und wachsimprägniert;1o - 15 in einem Ring ver-

teilt.Epidermiszellen so groß oder größer als Stomata,bilden keinen Kranz.Kaum Fehlbildungen.
Querschnitt: Viereckig bis rund,verstärkt;wohl kaum bewegungsfähig;wenig eingesenkt; kleine innere Atemhöhle.
Cyclodyction laetevirens:Stomata fehlen!
Geographisch isolierte tropische Vertreter.Im Blattzellnetz stark an Acrocarpi erinnernd.

H y p n o b r y a l e s

Theliaceae: Myurella julacea
Etwa 1o spindelporige Stomata.

Fabroniaceae: Anacamptodon splachnoides
Stomata spindelporig,35 x 4o µm,ca.2o in 2 Ringen locker auf unterem Kapselteil verteilt,oft 2 - 3 in Reihen übereinander.Fehlbildungen selten.

Leskeaceae:
Stomata meist spindelporig,sehr klein (2o x 25 µm`Anomodon attenuatus)bis mittelgroß (35 x 4o µm);geringe Anzahl von ca.5 (Lescureae) bis 1o-15 (Leskeella,Anomodon) ,in einem Ring oder unregelmäßig verteilt.Epidermis großzellig und kaum einen Kranz bildend, Stomata deshalb oft eckig (Anomodon).Fehlbildungen selten,nur bei Anomodon zahlreicher.
Querschnitt:Oval mit deutlichen Leisten,Anomodon viticulosus:Stomata fehlen!
Thuidiaceae(oft zu Lekeaceae gestellt,oder Anomodon hier eingeordnet)
Stomata ovalporig,sehr klein:23 x 28 µm (Th.delicatulum);groß:45 x 5oµm (Th.tamariscinum);relativ zahlreich:bis ca.25,(Heterocladium nur ca.1o);auf unteren Kapselteil unregelmäßig verteilt.Bei Thuidium "mnioid"eingesenkt!Fehlbildungen relativ selten,Th.delicatulum:1/3 aus Schließ- und Epidermiszellen.
Cratoneuraceae:
Stomata spindelporig;groß (4o x 45 µm)und zahlreich:bis 1oo (Cratoneurum commutatum) oder 15o (C.decipiens);unregelmäßig über Kapselbasis verteilt,dabei oft Reihen bildend;wenig deutlicher Epidermiszellkranz,Fehlbildungen wenig,nur bei Cr.commutatum sehr zahlreich.Querschnitt:Flachrechteckig und zartwandig.

Einheitliche,relativ ursprüngliche Gruppe , ähnlich Encalyptaceae und Orthotrichaceae;am Anfang der Hypnobryales (oft den Amblystegiaceae beigeordnet).

Amblystegiaceae:
Stomata meist spindelporig,bes.die größeren;Größe:meist 25 x 27 µm (Campylium protensum) bis 4o x45 µm (Campylium chrysophyllum); Anzahl bis 5o (Amblystegium serpens),meist 1o - 15,Drepanocladi und Hygrohypna über 2o.Meist ungeordnet verteilt,1-2 Ringe oder Reihen (A.serpens),Acrocladium:über 5 in 3-4 Ringen.
Fehlbildungen relativ zahlreich;
Querschnitt:rechteckig bis quadratisch mit guten Differenzierungen und wenigen Anlagerungen,noch ungehindert funktionstüchtig.

Brachytheciaceae:
Stomata rundporig,selten ovalporig,meist sehr klein mit Abmessungen unter 3o µm (bis 3o x 35 µm bei Platyhypnidium);Anzahl gering:ca.1o - 15(bis 5o bei Oxyrhynchium swartzii).
Meist ungeordnet an der Kapselbasis verteilt,bei gebogenen Kapseln in "Kehle" gehäuft,selten Ringe.Epidermiszellen bilden meist einen Kranz.
Fehlbildungen relativ häufig,bes.bei Br.starkei;Plythyhypnidium: fast die Hälfte quergeteilt;Br.populeum:viele Mehrzellstomata; charakteristisch sind die vielen Mehrfachbildungen.Querschnitt oval bis rund mit starken Anlagerungen,Wachsimprägnierungen u. a. xeromorphen Veränderungen (bes.Brachytheeium rivulare),dadurch starke Bewegungsminderungen bis zu Funktionslosigkeit.
Deutlich von Amblystegiaceae getrennt.Mit xeromorphen Anpassungen und Reduktionen zu Hypnales überleitend.

Entodontaceae
Stomata groß und spindelporig:3o x 38 µm (Pterygynandrum,Orthothecium) oder klein und rundporig:23 x 25 µm (Entodon,Pleurozium), dann auch Anzahl geringer:von 1o bis 35 (Orthothecium).
Ungleichmäßig über Kapselbasis verteilt.Kranzbildung gering und undeutlich.Fehlbildungen zahlreich.
Querschnitt:bei großen Formen rechteckig und gering erhaben,mit deutlichen Leisten (Orthothecium),bei kleinen ovat verstärkt und gering eingesenkt.Übergangsgruppe zu den Stomata-Verhältnissen der Hypnales.

H y p n a l e s

Plagiotheciaceae: Stomata rundporig, selten bei größeren und langgestreckten spindelporig (Plagiothecium undulatum); sehr klein: 25 x 28 µm (P.laetum und latebricola) bis mittelgroß 35 x 4o µm (P.sylvaticum, Isopterygium); 35 x 5o um bei P.undulatum; Anzahl von 1o (Isopterygium) bis 25 (P.undulatum). Unregelmäßig über Kapselbasis verteilt, undeutlicher Epidermiskranz. Relativ wenige Fehlbildungen; P.denticulatum: häufig ungeteilt. Querschnitt meist quadratisch, dünnwandig mit deutlichen Leisten, bei größeren mehr rechteckig oval, bei kleineren mehr verstärkt und abgerundet.

Sematophyllaceae:
Stomata oval bis rundporig, sehr klein: 2o x 25 µm (Ptilium) bis 27 x 3o µm (Hypnum cupressiforme var.lacunosum). Anzahl bis 2o (Ctenidium). Meist ungeordnet über Kapselbasis verteilt; ungeordneter Epidermiszellkranz. Fehlbildungen gering; Quer- und ungeteilte Stomata mit Porusreduktion u.a. Querschnitt rundlich bis hochoval mit verdickten Wänden; oft bewegungsunfähig (Pylaisia u.a.); Ctenidium noch länglich oval. Stark reduzierte Gruppe .

Hylocomiaceae: Hylocomium splendens

Stomata spindel-bis ovalporig; 32 x 37 µm , relativ groß! Anzahl: 15 - 2o; Deutlicher, einfacher Epidermiszellkranz, unregelmäßig verteilt, wenige Fehlbildungen .
Querschnitt: rechteckig bis oval, oft etwas erhaben.

Rhytidiaceae:

Stomata rundporig, relativ klein: 28 x 3o µm (Rhytidiadelphus squarosus), 3o x 35 (Rh.triquetrus), breiter als lang 35 x 25 µm (Rh. loreus). Anzahl: ca.1o - 2o , unregelmäßig verteilt mit Gruppierungen; relativ deutlicher, meist doppelter Epidermiszellkranz. Fehlbildungen relativ zahlreich mit Kümmerformen.
Querschnitt: Kurzrechteckig bis quadratisch, dünnwandig mit guten Leistendifferenzierungen, wenig eingesenkt; funktionsfähig.
In Stomatamerkmalen von Hylocomiaceae deutlich unterschieden, daher Abtrennung als eigene Familie gerechtfertigt.

Tabellarische Übersicht über die Stomata-Verhältnisse der untersuchten Laubmoos-Arten

	Porus-form		Anordng.		Fehlbildungen							Lage		Querschnitt			Zahlenwerte	
	Langporig	Rundporig	Zerstreut	In Ringen	Trennwand aufgelöst + Ungeteilte Stomata (+)	Porus-Reduktion	Schließ-u.Epidermiszelle + Unregelmäßiger Umriß (+)	Quer- oder schräg geteilt	Mehrzellstomata	Mehrfachstomata	Zwillingstomata	Eingesenkt	Gering erhaben	Rechteckig + bis oval (+)	Quadratisch + bis rund (+)	Ovoid + bis hochoval (+)	Anzahl der Stomata (ca.)	Abmessung der Stomata (µm)
Andreaeaceae			**A n d r e a e a l e s**															
Andreaea rupestris et rothii			K e i n e S t o m a t a !															
Buxbaumiaceae			**B u x b a u m i a l e s**															
Buxbaumia aphylla		+	(+)	1	+!			(+)			(+)	+					2o-3o	2ox25
Diphysciaceae																		
Diphyscium foliosum		+	+		(+)		(+)	+									15-2o	35x25
Polytrichaceae			**P o l y t r i c h a l e s**															
Polytrichum juniperinum	+		+		+	+	(+)				(+)		+	(+)			2oo-25o	65x8o
" - " longisetum	+		+		+	+					(+)		+	(+)			üb.2oo	55x7o
" - " alpinum	+		(+)	(3)	+	+			(+)	(+)	(+)		+	(+)			15o-2oo	5ox6o
" - " formosum	+		+		+	+	(+)				3-5		+	(+)			12o-15o	5ox7o
" - " commune	+		+		+	+		(+)			(+)		+	(+)			1oo-12o	7ox1oo
" - " piliferum	+			1	+	+							+	(+)			4o-5o	4ox65
" - " junip.ssp.strictum	+		(+)	(1)		(+)							+	(+)			4o-5o	45x6o
Oligotrichum hercynicum	+		+	(5-6)	+	(+)			(+)		(+)		+	(+)			ca.1oo	45x6o
Pogonatum urnigerum			K e i n e S t o m a t a ! !															
" - " aloides et nanum			K e i n e S t o m a t a ! !															
Atrichum undulatum			K e i n e S t o m a t a ! !															

Archidiaceae			A r c	h i	d i a l e s													
Archidium alternifolium			K e i n e		S t o m a t a !													
Fissidentaceae			F i s	s i d e n t a l e s														
Fissidens adiantoides		+	(+)	(1)	+		(+)!	+							(+)		1o-15	3ox4o
" - " crassipes		+		1	+			(+)			(+)				+		6-8	45x48
" - " cristatus		+	+		+	(+)	(+)	+!			(+)				(+)		6-1o	32x37
" - " taxifolius		+	(+)	(1)	+		(+)	+!			(+)				(+)	+	6-1o	27x35
" - " rufulus		+	(+)	(1)	+		(+)	+									5-7	45x45
" - " osmundoides		+	+				(+)	+!	(3)			(+)				(+)	ca.6	35x3o
" - " pusillus		+		1	+		(+)!								+		ca.5	23x28
" - " bryoides		+		1			(+)!								(+)	+	6-8	2ox27
" - " fontanus			K e i n e		S t o m a t a !													
Ditrichaceae			D i c	r a n a l e s														
Ditrichum pusillum v.tortile		+		1!	(+)			+									ca.12	33x4o
" - " heteromallum		+		1!				+!									6-1o	35x4o
Pleuridium subulatum		+		1!							+						6-1o	35x4o
" - " alternifolium		+	(+)	(1)	+	(+)		(+)		(3)	(+)			+			5-8	35x4o
Ceratodon purpureus		+		1					(+)					+			8-1o	3ox37
Saelania glaucescens		+	(+)	(1)										+	+		3-5	37x4o
Distichium capillaceum		+	(+)	(2)	(+)		(+)!		•		(+)						1o-12	32x35
" - " inclinatum		+	(+)	(1)													8-1o	32x38
Seligeraceae																		
Blindia acuta		+	+		+	(+)		+			(+)				+		ca.1o	35x4o
Seligeria pusilla		+	(+)	1	+	(+)	(+)	(+)			(+)		+		+		5-8	25x28
Dicranaceae																		
Trematodon ambiguus	+	(+)	+		+									+			ca.3o	35x4o
Paraleucobryum longifolium	+	(+)	(+)	(2)	(+)		(+)	(+)		(+)	(+)			+	+		25-3o	35x4o
Kiaeria starkei	+	(+)	(+)	(1)													1o-15	38x42
Dicranum scoparium	+	(+)	(+)	(2)	(+)	+	+							+	+		ca.2o	35x35
" - " elongatum	+	(+)	(+)	(1)	(+)	(+)	+	+	(3)	(3)	(+)	(+)					12-15	38x4o
" - " fuscescens	+	(+)	(+)	(1)	(+)		(+)	(+)	(3)		(+)	(+)					1o-15	38x43
" - " undulatum	+	(+)	+		+		(+)	(+)									ca.12	38x42
" - " muehlenbeckii	+	(+)		1	+	(+)											8-1o	38x43
Dichodntium pellucidum		+	+						3+4!						+		1o-15	3ox35
Oncophorus virens		+		1	(+)			(+)									1o-12	34x36
Cynodontium polycarpum		+		1										+	+		5-10	38x42

Dicranoweisia cirrata		+	(+)	(1-2)			(+)									7-1o	4ox40
" – " crispula		+	(+)	(1)	(+)		(+)	(+)								7-1o	28x35
Rhabdoweisia crispata		+		1									+	+		7-1o	32x37
Anisothecium varium		+	(+)	(2)	(+)		(+)	(+)	(3)		(+)				+	8-12	27x3o
" – " grevilleanum		+	(+)	(1)							(+)					8-10	28x32
Dicranella subulata		+	(+)	(1)	(+)								+	+		5-8	28x32
" – " cerviculata			Keine Stomata!														
" – " heteromalla			Keine Stomata!														
Dicranodontium denudatum			Keine Stomata!														
Campylopus flexuosus			Keine Stomata!														
Leucobryaceae																	
Leucobryum glaucum			Keine Stomata!														
Encalyptaceae			Pottiales														
Encalypta ciliata	+	(+)	+				(+)				(+)		+			bis 5o	3ox35
" – " vulgaris	+	(+)	(+)	(1-2)	(+)!								+			ca.2o	4ox45
" – " streptocarpa	+	(+)	+		(+)		(+)!			(3)	(+)		+			bis 4o	4ox45
" – " rhabdocarpa	+	(+)		1							(+)		+			1o-12	45x6o
Pottiaceae																	
Desmatodon latifolius	+	(+)		1	(+)		+!	(+)			(+)		(+)			10-15	45x5o
Tortula subulata	+	(+)	(+)	(1)		(+)	(+)						+			1o-12	55x65
" – " intermedia	+	(+)		1	(+)						(+)	(+)				8-1o	38x43
" – " ruralis	+	(+)		1	(+)	(+)					(+)	(+)	(+)			5-8	4ox55
" – " muralis	+	(+)		1		(+)		(+)			(+)		+	+		7-1o	4ox6o
Tortella inclinata	+	(+)	(+)	(1)					3+4)		(+)					1o-15	38x43
" – " tortuosa	+	(+)	(+)	(1)	(+)				(3)				+			5-7	35x4o
Oxystegus cylindricus	+	(+)		1				(+)				(+)	+	+		1o-12	35x4o
Trichostomum crispulum		+	(+)	(1)	(+)	(+)					(2-3)	(+)		(+)		8-1o	3ox35
" – " brachydontium		+		1	(+)!		(+)	(+)								5-7	3ox33
Anoectangium aestivum		+	(+)	(1)												8-1o	4ox45
Weisia wimmeriana		+	(+)	(1)												ca.12	37x43
" " viridula		+	(+)	(1)		(+)	(+)						+			ca. 5	32x37
Eucladium verticillatum		+		1				(+)								6-8	38x5o
Gymnostomum aeruginosum		+	(+)	(1)	+											5-8	27x33
" – " calcareum		+		1	+						(+)					5-7	33x37
Pottia lanceolata	+	(+)	(+)	(1)									+			15-2o	33x4o
" " davalliana		+		1				(+)								6-1o	35x37
Pterygoneurum ovatum		+		1												ca.5	28x33
Phascum cuspidatum		+		1							(+)					ca.1o	38x43

Didymodon spadiceus		+		1!				+			2-4!				(+)		25-35	35x4o
" – " trifarius		+		1	(+)		(+)	+			(+)						1o-12	28x35
" – " rigidulus		+	(+)	(1)							(+)				(+)		8-1o	28x35
Barbula fallax		+	(+)	(1)	(+)!			+			+				(+)		1o-12	25x33
" " unguiculata		+	(+)	(1)				(+)	(4)		2-4!				(+)		2o-3o	33x25
" " reflexa		+		1		(+)		(+)			(+)						12-15	3ox35
Streblotrichum croceum		+	(+)	(1)	(+)			+									7-1o	3ox3o
Bryoerythrophyllum recurvirostre		+		1			(+)							+	+		5-8	27x32
Grimmiaceae			G r	i m m i a l e s														
Racomitrium aciculare		+	(+)	(1-3)	(+)	+	(+)	+				(+)					ca.5o	28x33
" – " heterostichium var. sudeticum		+	(+)	(2)	(+)		(+)					(+)				+	2o-3o	25x3o
" – " heterostichium		+	(+)	(1)		(+)		+	(4)	(3)		(+)			(+)	(+)	15-2o	3ox33
" – " fasciculare		+	+		(+)	+	(+)					(+)			(+)	(+)	15-2o	3ox33
" – " canescens		+	(+)	(1)	(+)	(+)	(+)	+	(4)		(+)	(+)			+		15-2o	28x32
" – " patens		+	(+)	(1)	(+)	(+)	(+)	(+)				(+)		(+)	+		1o-15	3ox35
Grimmia pulvinata		+		1	(+)						+						ca.15	27x32
" " tergestina		+		1	+		(+)!	+	(4)								ca.1o	27x27
" " ovalis		+	(+)	(1)	+		(+)	(+)						+			5-8	33x35
" " donniana		+		1	+		(+)					(+)					3-6	28x35
Coscinodon cribrosus		+	(+)	(1)			(+)	(+)	•			(+)					5-7	32x35
Schistidium apocarpum		+	(+)	(1)				(+)				(+)		(+)	+		6-1o	28x33
" – " alpicola			Keine	Stomata!														
Grimmia montana			Keine	Stomata!														
Funariaceae			F u n	a r i a l e s														
Funaria hygrometrica	+		(+)	(6-1o)	+!								+			(+)	ca.2oo	38x43
Physcomitrium pyriforme	+		(+)	(3-4)	+!								+	(+)		(+)	6o-75	4ox5o
Splachnaceae																		
Tetraplodon angustatus	+	(+)	(+)	(3-4)	(+)								+	+			5o-6o	45x5o
Splachnum sphaericum	+	(+)	(+)	(2-3)	+	(+)	(+)	+			(+)		+	+			3o-5o	4ox45
Ephemeraceae																		
Ephemerum serratum	(+)	+		1		(+)		+			(+)						5-8	4ox33
Tetraphidaceae			T e t	r a p h i d a l e s														
Tetraphis pellucida			Keine	Stomata!														
Tetrodontium brownianum		+		1								+!					ca.5	38x43
Schistostegaceae			S c h	i s t o s t e g a l e s														
Schistostega pennata		+	(+)	(1)	(+)		(+)	+	(3+4)								3-5	3ox35

Bryaceae			E u b r y a l e s															
Mniobryum wahlenbergii	+		(+)	(5-6)	(+)			+	(4)	+	(2-4)	+!				+	170-200	55x65
Plagiobryum zierii	+		+										+			+	ca.100	55x60
Bryum longisetum	+		(+)	(+)									+				170-200	45x55
" capillare	+		(+)	(+)	(+)!		(+)!						+	+	+	+	100-120	38x40
" capillare var.elegans	+		(+)	(+)		(+)	(+)!						+				80-90	30x50
" caespiticium	+		(+)	(+)									+			+	ca.100	50x55
" badium	+		(+)	(+)									+				90-100	45x50
" pallens	+		(+)	(+)									+			+	90-100	40x45
" argenteum	+		(+)	(+)									+			+	90-100	36x38
" atrovirens	+		(+)	(3-4)	(+)!		(+)!	(+)			(+)		+				ca.75	40x50
" turbinatum	+	(+)	(+)	(5)	(+)		(+)						+				ca.50	40x50
Pohlia longicollis	+		(+)	(+)									+	+			100-120	45x55
" " drummondii	+	(+)	(+)	(+)	(+)	+	(+)	+		(3)	+		+	+			100-120	35x45
" " elongata	+		(+)	(+)									+	+			75-90	45x50
" " cruda	+		(+)	(+)	(+)								+	+			ca.75	40x50
" " nutans	+		(+)	(+)									+	+			ca.56	45x55
Leptobryum pyriforme	+		(+)	(6-7)	(+)			(+)					+			+	50-60	35x40
Meesiaceae																		
Meesia uliginosa	+		(+)	(+)				(+)			(+)		+	+			90-100	45x60
Amblyodon dealbatus	+		(+)	(3-4)							(+)		+	+			50-60	50x55
Aulacomniaceae																		
Aulacomnium palustre	+			2	(+)								+	+	+		ca.50	32x37
Timmiaceae																		
Timmia bavarica	+		+		+			(+)		(3)							ca.30	60x70
Bartramiaceae																		
Philonotis fontana	+		+				(+)				(2-4)						220-240	30x45
" – " calcarea	+		(+)	(5-6)	(+)!	(+)	(+)				(+)						200-220	30x38
" – " seriata	+		+		(+)				(4)		(+)						100-120	35x55
Bartramia halleriana	+			3	(+)		(+)									+	90-100	30x30
" – " ithyphylla	+		(+)	(2-3)				(+)								+	60-70	35x40
" – " pomiformis	+		(+)	(1-2)	(+)!		(+)									+	ca.30	30x35
Plagiopus oederi	+		(+)	(2-3)								(+)				+	40-50	20x30
Catoscopiaceae																		
Catoscopium nigritum			K e i n e S t o m a t a !															

Mniaceae																
Mnium rostratum	+	(+)	+		(+)		+	(+)	(3)		+	(+)			ca.3o	55x55
" affine	+	(+)	(+)	(3)				(+)			+		(+)		ca.5o	4ox5o
" cuspidatum	+	(+)	(+)	(3)	(+)	(+)					+		(+)		ca.5o	45x6o
" stellare	+	(+)	(+)	(2-3)	(+)					+	+		(+)		ca.4o	4ox5o
" marginatum	+!		(+)	(2)				(+)			+	(+)			ca.25	5ox65
" undulatum	+	(+)	(+)	(2)							+	(+)			2o-25	5ox55
" hornum	+	(+)	(+)	(1)							+		(+)		15-2o	35x4o
Orthotrichaceae					I s o b r y a l e s											
Zygodon viridissimus	+	(+)	(+)	(2-3)						(+)					2o-25	35x38
Orthotrichum diaphanum	+	(+)	(+)	(3-4)		(+)					+	+	+		2o-25	35x4o
" - " anomalum	+	(+)	(+)	(2-3)							+		+		15-2o	4ox4o
" - " speciosum	(+)	+	(+)	(1)							+	+	+		8-1o	4ox45
" - " affine		+		2			(+)					+	+		15-2o	4ox43
" - " striatum		+	(+)	(1-2)											6-1o	4ox36
" - " lyellii		+	(+)	(2)		(+)						+	+		1o-15	4ox45
Ulota crispa		+	(+)	(2)	(+)		(+)				(+)		+		15-2o	37x4o
" bruchii	+	(+)	(+)	(1)							(+)	+			8-1o	45x5o
Hedwigiaceae																
Hedwigia ciliata	+	(+)		1						(+)	+		(+)	(+)	1o-12	32x36
Leucodontaceae					Pleurokarpi											
Antitrichia curtipendula		+	(+)	(1-2)	(+)		(+)!	+		+					ca.2o	32x28
Leucodon sciuroides		+	+							(+)					5-7	25x27
Neckeraceae																
Homalia trichomanoides	(+)	+	+		(+)		(+)!			(+)	(+)	+			ca.1o	23x27
Neckera crispa		+	+					(+)							15-2o	28x23
" " complanata		+	(+)	(1)	(+)!		+	(+)							ca.1o	25x28
Thamniaceae																
Thamnium alopecurum		+	(+)	(2)	(+)						(+)				1o-15	27x32
Lembophyllaceae																
Isothecium myurum		+	(+)	(1)							(+)				1o-15	28x32
Climaciaceae																
Climacium dendroides		+	(+)	(1)	(+)		(+)	(+)	(3)						ca.1o	25x3o

Fontinalaceae																	
Fontinalis antipyretica			Keine Stomata!														
Hookeriaceae					Hookeriales												
Hookeria lucens		+	(+)	(1)			(+)				+	(+)			(+)	1o-15	5ox45
Fabroniaceae					Hypnobryales												
Anacamptodon splachnoides	+	(+)	(+)	(2)	(+)						(+)					ca.2o	35x4o
Leskeaceae																	
Leskeella nervosa		+	+					(+)								1o-15	35x4o
Pseudoleskeella catenulata	(+)	+	(+)	(1)	(+)											5-8	3ox35
Anomodon attenuatus	+	(+)	+		(+)	(+)	+!	+			(+)				+	1o-15	2ox25
" " viticulosus			Keine Stomata!														
Thuidiaceae																	
Thuidium tamariscinum		+	(+)	(1-2)				(+)				+!				ca.25	45x47
" " delicatulum		+	(+)	(1-2)	(+)		+!!		(4)			+!				25-3o	23x28
Entodontaceae																	
Orthothecium rufescens	+	(+)	(+)	(2)	(+)	(+)		(+)		(3-5)	(3)		+			25-35	3ox38
Pterygynandrum filiforme		+	+			(+)	(+)							(+)	+	1o-12	3ox35
Pleurozium schreberi		+	(+)	(1)	(+)	(+)	(+)!	(+)		(3)	(+)	(+)		+	+	15-25	23x25
Cratoneuraceae																	
Cratoneurum commutatum	+	(+)	+			(+)	(+)	+	(4)	(3)	(+)			+		8o-1oo	38x45
" - " filicinum	+	(+)	+											+		35-4o	4ox45
Amblystegiaceae																	
Calliergonella cuspidata	(+)	+	(+)	(3-4)	(+)	(+)		(+)	(3)	(3)	(+)					6o-75	38x45
Hygrohypnum alpinum	(+)	+	+			(+)										2o-3o	3ox45
" - " luridum	(+)	+	+			(+)	(+)			(+)	(+)			+	+	15-2o	35x4o
" - " dilatatum	(+)	+	+				(+)		(3)		(+)					15-2o	32x43
Hygroamblystegium tenax	(+)	+	(+)	(2)		(+)	(+)		3!					+	+	2o-25	32x35
Drepanocladus revolvens var. intermedius	(+)	+	+		(+)	(+)	(+)				(+)					2o-3o	28x33
" - " uncinatus	(+)	+	+									(+)		+	+	15-2o	28x33
" - " aduncus	(+)	+	(+)	(2)		(+)		+					+			12-15	28x33
Campylium radicale	(+)	+	+		(+)	(+)	(+)	(+)			(+)			+		25-3o	35x4o
" " hispidulum	(+)	+	(+)	(1)	(+)				(4)		(+)					15-2o	32x35
" " chrysophyllum	(+)	+	(+)	(1)		(+)	(+)					(+)				12-15	4ox45
" " protensum		+	(+)	(2)												ca.15	25x28

Amblystegium serpens	(+)	+	+								+			+			4o-5o	3ox4o
" – " varium	(+)	+		1				(+)						+			1o-12	35x4o
" – " juratzkanum	(+)	+		1		(+)		(+)							+		ca.1o	33x4o
Amblystegiella confervoides	(+)	+	+					(+)							+		1o-12	33x38
" – " subtilis		+	(+)	(1)	(+)				(4)								8-1o	27x3o
Campylophyllum halleri		+	(+)	(1)			(+)					(+)				+	1o-12	25x28
Brachytheciaceae																		
Pseudoscleropodium purum		+	(+)	(1-2)	(+)!			(+)	(3)								15-2o	3ox33
Oxyrhynchium swartzii		+	+		(+)!	+	+	(+)	(3)	(+)	(+)						4o-5o	25x28
Camptothecium lutescens	(+)	+	(+)	(1-2)				+	(+)		+						ca.25	32x37
Platyhypnidium riparoides	(+)	+	+				(+)	+!						(+)	(+)		15-2o	3ox35
Eurhynchium striatum		+	+				(+)		(+)		(+)			(+)			Ca.15	27x3o
Homalothecium philippeanum		+	+					(+)									ca.15	24x27
Rhynchostegium murale		+	+		(+)	+	(+)	(+)							+		1o-15	27x32
Cirriphyllum crassinervium		+	(+)	(2)			(+)		(4)				+		+		15-2o	24x27
" – " reichenbachianum		+	+					+	•				+		+		1o-15	2ox25
Brachythecium starkei		+	+		(+)!	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)	(+)						2o-3o	27x3o
" – " rutabulum		+	+			(+)		+	(4)		(+)			(+)	(+)		2o-25	3ox33
" – " rivulare		+	(+)	(2)				(+)	(3)	(+)	+				(+)		ca.3o	3ox3o
" – " plumosum		+	(+)	(1-2)	+		(+)	+	(+)	(3)					(+)		ca.25	25x3o
" – " oxycladum		+	(+)	(1-2)										(+)			15-2o	27x27
" – " salebrosum		+	+			(+)		(+)									1o-15	25x27
" – " velutinum		+	(+)	(1)				(+)						(+)			1o-15	25x25
" – " populeum		+	(+)	(1-2)			(+)		4!					(+)	(+)		1o-15	25x25
" – " reflexum		+	(+)	(1)				+	(3)						(+)		ca.1o	21x24
Plagiotheciaceae					H y p n a l e s													
Plagiothecium undulatum	(+)	+	(+)	(2)			(+)	(+)			(+)			+	+		2o-25	35x5o
" – " sylvaticum	(+)	+	+		(+)	(+)								+	+		1o-15	33x37
" – " roeseanum		+	+		(+)				(4)								12-15	3ox35
" – " denticulatum		+	+		(+)										+		1o-15	3ox35
" – " laetum		+	(+)	(1)		(+)					(+)				+		ca.15	25x28
" – " latebricola		+	(+)	(1)	(+)!	(+)		(+)			+	(+)			+		ca.15	25x28
Isopterygium seligeri	(+)	+	(+)	(2)											+		8-12	35x4o
Sematophyllaceae																		
Heterophyllium haldianum	(+)	+	+		(+)			(+)				+?					1o-15	25x28
Hylocomiaceae																		
Hylocomium splendens	(+)	+	+				(+)	(+)			(+)		+	+			15-2o	32x37

Rhytidiaceae																
Rhytidiadelphus loreus	+	(+)	(1)	(+)!		(+)	+	(4)			(+)		+		15-20	35x25
" - " squarrosus	+	+		(+)!			+		+	+	(+)				ca.2o	28x3o
" - " triquetrus	+	+		(+)!	+	(+)	+	+			(+)	+	+		1o-15	3ox35
Hypnaceae																
Ctenidium molluscum	+	+					+	(+)					(+)		15-2o	25x25
Platygyrium repens	+	(+)	(1)	(+)	(+)	(+)	+								7-1o	23x28
Ptilium crista castrensis	+	(+)	(2)	(+)											ca.15	2ox25
Homomallium incurvatum	+	+		(+)	(+)		(+)								ca.15	22x25
Hypnum pratense	+	(+)	(2)	(+)				(4)	(3)				(+)		12-15	25x28
" " fertile	+	(+)	(1)	(+)	+								(+)		8-1o	23x27
" " cupressiforme	+	(+)	(1)	(+)	+								(+)	(+)	8-12	22x25
" " cupr.var.lacunosum	+	(+)	(1)		(+)	(+)	+								7-1o	27x3o
Pylaisia polyantha	+	(+)	(1)	+	(+)			(4)					(+)	(+)	6-1o	23x28

Zusammenfassung

In der vorliegenden Arbeit wurden Sporogonien von ca.250 verschiedenen Laubmoosarten in Aufsichts-,Quer- und Längsschnitt-Präparaten auf ihre Stomata-Entwicklungsstadien untersucht.

Etwa 6 - 8 % der Laubmoose besitzen keine Stomata;dabei handelt es sich vorwiegend um Wassermoose oder geographische und systematische Reliktvertreter.Bei einigen einheimischen Arten ist das Fehlen der Stomata noch nicht obligatorisch festgelegt. Oft handelt es sich um eine zahlenmäßige Reduktion;daneben sind bei stomatalosen Arten auch noch Stomata - Reliktformen zu beobachten.

Die Laubmoose besitzen einheitliche"Spaltöffnungen ohne Nebenzellen" vom perigenen bzw. "mesoperigenen"Typ mit einheitlichen Epidermis - "Kranzzellen" (Ranunculaceen-Typ).

Die allgemeinen Stomata-Verhältnisse ,wie Form,Anzahl,Größe u.a. variieren in den einzelnen Laubmoosgruppen sehr stark.Es zeigt sich dabei ein deutlicher Unterschied zwischen den einheitlicheren Pleurocarpi und den Acrocarpi.

Stomata wurden nur am Laubmoossporophyten beobachtet.Sie befinden sich an der Apophyse,seltener sind sie über die gesamte Kapsel verteilt - eine Anordnung,die als ursprüngliches Merkmal gelten darf.Bei breiter Apophysenzone sind die Stomata regelmäßig angeordnet;bei schmaler-werdender Apophyse ist die Verteilung unregelmäßiger (Pleurocarpi);außerdem wird bei schmaler Apophyse ein Stomataring gebildet.Die Lokalisierung ist erblich fixiert.

Die Aufsichtsform der Laubmoos-Stomata wird stark von den Wachstumsvorgängen der Kapsel beeinflußt,die mechanisch über den Epidermisverband wirken.

Die Anzahl schwankt zwischen 3 und 3oo Spaltöffnungen pro Kapsel je nach Art.Über 5o% der Laubmoose haben zwischen 5 und 2o Stomata pro Kapsel;Zahlen unter 5 und über 5o kommen mit wenigen Ausnahmen nur bei den Acrocarpi vor.

Die Form des Porus steht meist in Relation zur Größe der Spaltöffnung;die großen,ovalen Stomata der Acrocarpi sind langporig, dagegen sind kleine,rundliche Stomata kurz- oder rundporig.Die Porusform geht nicht allein auf einen Spaltungsvorgang der Trennwand zurück,sondern meist auch auf ein Wachstum derPoruswand in

der Stomata-Streckungsphase.
Der Längsschnitt der Spaltöffnung und des Porus ist bei größeren, langporigen Stomata trapezförmig;die Porushöhe beträgt dann nur die Hälfte der Stomahöhe.Bei kleineren,rundporigen Stomata ist der Porus röhrenförmig,das Stoma im Längsschnitt elliptisch.

Die Stomatagröße schwankt bei den Laubmoosen zwischen 2o x 3o bis 7o x 1oo µm;bei ca.5o % zwischen 25 x 3o bis 35 x 4o µm; Pleurocarpi haben Stomata bis 4o x 5o µm.

Die Grundform der Epidermisumgebung besteht aus 2 apikalen Polzellen,2 lateralen und einer basalen Polzelle ("Schwester - zelle"),die häufig zur Kranzbildung nochmals geteilt werden. Die Epidermiszellen sind kleiner oder genau so groß wie die Stomata. Ungefähr 5 - 7 % der Laubmoose besitzen eingesenkte Spaltöffnungen;man unterscheidet zwischen einem "orthotrichoiden"Typ, bei dem nur die Epidermis-Kranzzellen einen papillenförmigen Ringwall um das Stoma bilden , und einem "mnioiden" Typ,bei dem die Epidermiszellen alle einen geschlossenen Verband bilden. Die Ausbildung verschiedener Typen ist nicht unbedingt ökologisch beeinflußt.

Die verschiedenen Fehl-oder Sonderbildungen der Laubmoos-Stomata wurden in ihrer Morphologie entwicklungsgeschichtlich gedeutet und nach ihren Beziehungen zueinander geordnet.Sie wurden als Reduktionsformen gedeutet,da sie mit einer Reduktion des Assimilationssystems der Kapsel verbunden sind.In ihrer Sonderform wirken sie funktionshemmend und haben damit eine negative Selektionswirkung.Sie treten in ähnlicher Gestalt auch an reduzierten Blattorganen höherer Pflanzen auf.
Es wurden " depauperierte" oder Mangelbildungen und"luxurierende" oder"Mehrungsbildungen"unterschieden.Die häufigsten Fehlbildungen (bei ca.5o% der Arten) sind die quergeteilten oder nicht geteilten Stomata. - Fehlbildungen treten meist in den Grenzzonen der Apophyse auf,woraus man auf einen morphogenetischen Lokalisationseffekt bei ihrer Bildung schließen kann.Man findet sie gehäuft bei den Pleurocarpi,die wenige kleine Stomata besitzen.

Die Entwicklung der Laubmoos-Stomata ist relativ einheitlich: Die Stomata-Initiale entsteht aus einer Protodermiszelle,die durch schräge inäquale Teilungen 2 apikale Eckenzellen bildet.(Ähnliche schräge Teilungsvorgänge wurden auch bei Allium,Equisetum, Crassula u.a. beobachtet.)Die Initialzelle teilt sich vor Bildung

der Mutterzelle ein- oder mehrmals quer;die Mutterzelle teilt sich längs der Kapselachse in die beiden Schließzellen;darauf folgt eine Streckungsphase.Es werden zahlreiche Chloroplasten gebildet ; und der Porus wird als Verdickung angelegt.In der folgenden Abrundungsphase bricht der Porus von außen her durch.Die Poruswand wächst meist in ihrer Länge,jedoch nicht mehr in der Höhe weiter.Die Stomata-Differenzierung beginnt zu dem Zeitpunkt, an dem sich in der Kapsel Amphi- und Endothecium sondern,und ist bei der Archesporringbildung abgeschlossen.Bei der Sporentetradenbildung sind die Stomata meist schon funktionstüchtig,werden aber bald danach durch Kollabierung,Wachsverkrustungen oder durch Bildung eines Poruspfropfes funktionsunfähig gemacht. Im Setabereich setzt die Entwicklung und auch die Alterung der Stomata früher als im Thekabereich der Apophyse ein.
Laubmoos-Sporogone mit kurzer Entwicklungsdauer haben zahlreiche langporige Stomata,solche,die sich langsamer entwickeln,haben überwiegend rundporige.

Polarisationsoptisch ist während der Stomata-Entwicklung ein mehrmaliges Umschlagen der Micellierungsrichtung zu beobachten, die gemäß der folgenden Teilungsrichtung verläuft.Vor der Porus - bildung tritt eine charakteristische Radiärmicellierung auf,die aber später meist verwischt wird.Für den Stomata-Bewegungsmechanismus dürfte die Micellierung nicht die selbe Rolle wie bei den Stomata vieler höherer Pflanzen spielen,da die Laubmoos-Spaltöffnungen keine frei beweglichen Rückenwände haben,sondern in einen starren Epidermisrahmen eingespannt sind.Für die Beweglichkeit wirken sich hier eher Wandverstärkungen oder Wandverdünnungen positiv aus.

Die Querschnittstypen der Laubmoos-Stomata wurden nach ihrer geometrischen Form unterteilt und mit den Funktionstypen in Beziehung gesetzt.Größere Stomata haben ein rechteckiges bis trapezförmiges Querschnittslumen,das den vertikal wirkenden "Pteridophyten"-Öffnungstyp bedingt.Je gedrungener das Lumen wird,desto mehr werden die Stomatawände verstärkt,was sich zunächst funktionsgünstig auswirkt.Bei einem quadratischen oder runden Lumen ist eine Modifizierung des Bewegungstyps notwendig:Es bewegen sich hier nur die Stomata-Innenwände und weiten den Porus trichterförmig nach innen; dasselbe ist auch beim ovaten Querschnittslumen zu beobachten,das

vom trapezförmigen abgeleitet werden kann.Die runden oder hochovalen, gleichmäßig verdickten Querschnittsformen sind funktionslos. Oft treten an derselben Kapsel verschiedene Querschnittsformen auf. Allgemein ist festzustellen,daß mit dem verringerten Flächenwachstum ein verstärktes Dickenwachstum der Stomatawand parallel geht.

Abschließend wurden die Stomata-Verhältnisse einheimischer Laubmoos-Familien zusammengefaßt und Einzelangaben über die Spaltöffnungen der beobachteten Arten in einer Arbeitstabelle zusammengestellt.

L i t e r a t u r - V e r z e i c h n i s

BAUER, L. (1962): On the Physiology of Sporogonium-Differentation in Mosses - Jour. Linn. Soc. Bot. 58, 343-351.

BENECKE, W. (1892): Die Nebenzellen der Spaltöffnungen - Bot.Ztg. 50, 521-529, 537-546, 553-562, 569-578, 585-593, 601-607.

BOPP, M. (1961): Morphogenese der Laubmoose - Biol.Rev.36,237-280.

BOPP, M. (1965): Entwicklungsphysiologie der Mooses - im Hdbch.d. Pflzn.-Physiol. XV/1, 802-843.

BOWER, F.O. (1935): Primitive land plants - London

BROWN, R. (1819): Charakter and description of Lyellia - Trans.of Linn.Soc.12, 562-575.

BROWN, W.V. & S.C.JOHNSON (1962): The fine structure of the grass guard cell - Am.Jour.Bot. 49,110-115.

BRUNNTHALER, J. (1904): Über die Wachsausscheidungen von Ditrichum glaucescens - Österr.Bot.Ztschr. 54, 94-96

BÜNGER, E. (1890): Beiträge zur Anatomie der Laubmooskapseln - Bot.Zbl. 42, 193-199,225-230,257-262,289-296,321-326.

BÜNNING,E. & H.SAGROMSKY (1948): Die Bildung der Spaltöffnungsmusters in der Blattepidermis - Z.f.Naturf. 3b, 203-216.

BÜNNING,E. (1953): Entwicklungs- und Bewegungs-Physiologie der Pflanze - Berlin-Göttingen-Heidelberg (3.Aufl.),192-199.

BÜNNING,E. & E.BIEGERT (1953): Die Bildung der Spaltöffnungen bei Allium cepa - Z.Bot. 41, 17-39

BÜNNING,E. (1965): Die Entstehung von Mustern in der Entwicklung der Pflanzen - in RUHLAND: Hdb.d.Pflphys. XV/1,383-408.

CAMPBELL,D.H. (1928): The structure and development of Mosses and Ferns - 3.Aufl., London

COPELAND,E.B. (1902): The Mechanism of Stomata - Ann.Bot.16,327-364.

CZECH,K. (1865): Untersuchungen über die Zahlenverhältnisse und die Verbreitung der Stomata - Bot.Ztg. 23, 101-107.

DIXON,H.N. (1954): The Students handbook of Brithisch Mosses - Eastbourne, 3rd ed. reprint.

EAMES,A.J. (1936): Morphology of vascular plants - New York.

ENGLER,A. (1954): Syllabus der Pflanzenfamilien I,12.Aufl., Berlin.

ENGLER,A. & C.PRANTL (1924): Die natürlichen Pflanzenfamilien I/3, Bd. 10 u.11, 2.Aufl., Leipzig.

FISCHER,M. (1929): Ergebnisse der Spaltöffnungsforschung an Früchten - Bot.Zbl. 49, 231-251.

FLORIN,R. (1931): Untersuchungen zur Stammesgeschichte der Coniferales und Cordaitales - Kungl.Svensk.Vet.Akad.Handl., 3. Ser., 10/1; Stockholm. 329-334.

GERTZ,O. (1919): Über septierte Stomazellen - Ber.d.dt.Bot.Ges.37/8,

GOEBEL,K. (1906): Archegoniatenstudien X - Flora 96, 1-200.

GOEBEL,K. (1930): Organographie der Pflanzen II, 3.Aufl., Jena.

GUTTENBERG,H.v. (1959): Die physiologische Anatomie der Spaltöffnungen - in RUHLAND: Hdb.d.Pflphys.XVII/1, 399-414.

GYÖRFFY,I. (1907): Über die vergleichenden anatomischen Verhältnisse von Physcomitrium patens, piriforme, sphaericum, Hampei u.a. - Hedwigia 47, 1-59.

HABERLANDT,G. (1924): Physiologische Pflanzenanatomie, 6.Aufl.,Leipz.

HABERLANDT,G. (1886): Beiträge zur Anatomie und Physiologie der Laubmoose - Pringsh.Jb.f.wiss.Bot. 17, 359-498.

HABERLANDT,G. (1886): Das Assimilations-System der Laubmoos-Sporogonien - Flora 44, 45-47.

HABERLANDT,G. (1924): Zur Entwicklungs-Physiologie des Spaltöffnungs-Apparates - Sitzber.d.Preuss.Akad.d.Wiss.Berlin, 324-336.

HÖSTER,H.-R. (1960): Eine Einbettungs- und Färbemethode zur Untersuchung junger pflanzlicher Gewebe - Mikrokosm.49,346-352

HUBER,B.,E.KINDER u.a. (1956): Spaltöffnungsdünnstschnitte im Elektronenmikroskop - Protoplasma 46, 380-393. 263-265.

JANZEN,P. (1916): Eine Mooshaube mit Spaltöffnungen - Hedwigia 57,

JANZEN,P. (1929): Die Entwicklung und Biologie von Funaria hygrometrica - in LOESKE: Die Laubmoose Europas II, Repert. spec. nov.reg.veg., Sonderbeih.B, 72-111; dasselbe schon:

JANZEN,P. (1909): Funaria hygrometrica - Ein Moosleben in Wort und Bild - Schr.d.natforsch,Ges.Danzig N.F. 12,1-44

IMMICH,E. (1887): Zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen - Flora 70, 435-446, 459-482.

INDEX MUSCORUM (1959 ff) Hg. R.v.d.WIJK, P.A.FLORSCHÜTZ u.a.Utrecht

JOHANSEN,D.A. (1940): Plant Microtechnique, London and New York.

KETELLAPPER,H.J. (1959): The mechanism of stomata movement - Am. Jour.Bot 46, 225-231.

KIENITZ-GERLOFF,F. (1878): Untersuchungen über die Entwicklungsgeschichte der Laubmooskapsel und die Embryonalentwicklung einiger Polypodiaceen - Bot.Zt.36, 33-36.

KRAUS,G. (1914): Ein Beitrag zur Kenntnis der Anatomie und Physiologie der Pteridophyten-Spaltöffnungen - Jahrber.d.fürstbisch. Gymn. Graz, 7-50

KUHLBRODT,H. (1923): Über die phylogenetische Entwicklung des Spaltöffnungsapparates am Sporophyten der Moose - Beitr. z.allg.Bot.II/4, 363-402.

LEITGEB,H. (1880): Das Sporogon von Archidium - Sitzber.d.k.Akad. d.Wiss.Wien 80, Abt.I, 447-460.

KUNTZEN,H. (1912): Entwicklungsgeschichte des Sporogons von Ceratodon purpureus (Diss.), Berlin.

LIMPRICHT,K.G. (1890): Die Laubmoose - in RABENHORST: Kryptogamenflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz IV;2.Aufl.

LOESKE,L. (1928): Die Laubmoose Europas II - Funariaceae ; Repert. spec.nov.reg.veg., Sonderbeih.B, Berlin-Dahlem.

LOESKE,L. (1930): Monographie der europäischen Grimmiaceae - Bibliotheca Botanica 25, H.101, Stuttgart.

LORCH,W. (1909): Die Polytrichaceen - Eine biologische Monographie; Abh.d.kgl.-bayr.Akad.d.Wiss.(Math.-phys.Kl.) München 23,445ff

LORCH,W. (1931): Anatomie der Laubmoose - in LINSBAUER: Hdb.d.Pfl.-Anatom.II/2, Bd.7/1.

LORENTZ,P.G. (1867): Studien zur Naturgeschichte einiger Laubmoose - I. Orthotrichum Schubartianum - Verh.d.zool.-bot.Ges.in Wien 17, 658-686.

MAGDEBURG,F. (1886): Die Laubmooskapsel als Assimilations-Organ - (Diss.) Berlin.

MAROTI,I. (1961): Untersuchungen der Entwicklung der Epidermis der Psilotinae und des Filicinae-Blattes und der Entwicklung des Stomas - Acta biol.Szeged., N.S.7, 43-67, 5

MERETZ,W. (1962): Statistische Berechnung der Abhängigkeit der Zellwanddehnung von der Mizellierungsrichtung als Bewegungsmechanismus bei Spaltöffnungen - Beitr.z.Biol.d.Pfl. 37, 55-61.

METCALFE,C.R. (1960): Anatomy of the Monocotyledons, Part I Gramineae - . New York.

MEYEN,F.J.F. (1830): Phytotomie - . Berlin.

MILDE,J. (1869): Bryologische Mitteilungen - Die Spaltöffnungen der Moose - Hedwigia 8,49-58.

MOENKEMEYER,W. (1914): Bryales - in PASCHER: Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz,H.14,39-168,Jena

MOENKEMEYER,W. (1927): Die Laubmoose - in RABENHORST: Kryptogamenflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz IV, Erg.-Bd., Leipzig.

MOHL,H.v. (1838): Über die Entwicklung der Spaltöffnungen. - Linnaea 12, 544-548.

MÜLLER,N.J.C. (1886): Polarisationserscheinungen und Molecular-Struktur planzlicher Gewebe. - Jb.wiss.Bot.17,1-49.

MÜLLER,N.J.C. (1867): Die Entwicklungsgeschichte der Kapsel von Ephemerum. - Jb.wiss.Bot.6, 237-248.

NÄGELI,C. (1842): Botanische Beiträge - 1) Entwickelung der Hautdrüsenzellen. - Linnaea 16, 237-240.

NÄGELI,C. (1927): Die Mizellartheorie. - Hg. FREY in Ostwalds Klassiker Bd.27, Leipzig.

NAPP-ZINN (1966): Handbuch der Pflanzen-Anatomie VIII/1, 1-369, 2.Aufl., Berlin.

NEUBAUER,H.F. & A.APANDI (1959): Über Unregelmäßigkeiten in der Entwicklung und über Mißbildungen des Spaltöffnungs-Apparates. - Protoplasma 50 , 290-296.

PANT,D.D. (1965): On the ontogeny of Stomata and other homologous structures. - Plant Science Series 1,1-24, Allahabad.

PARIHARI,N.S. (1965): An Introduction to Embryophyta - Vol.1: Bryophyta. - 5.ed., Allahabad.

PATON,J. & J.PEARCE (1957): The structure, occurence and functions of the stomata in Brithish bryophytes. - Trans.Brit. Bryol.Soc.3/2, 228-259.

POELT,J. (1954-1965?: Systematik der Moose. - in"Fortschritte der Botanik".Berlin,Heidelberg,New York.
Jena.

PORSCH,O. (1905): Der Spaltöffnungsapparat im Lichte der Phylogenie

PRANTL,C. (1872): Ergebnisse der neueren Untersuchungen über die Spaltöffnungen. - Flora 30, 305-312, 321-328,337-346, 369ff

PRANTL,C. (1881): Morphologisch-systematische Bearbeitung der Schizaeaceae. - Bot.Jbch.2, 297-303.

ROSELT,G.& W.SCHNEIDER (1969): Cuticulae dispersae, ihre Merkmale, Nomenklatur und Klassifikation. - Paläont.Abh.B III/1,128 S

ROTH,D.(1969): Embryo und Embryotheca bei den Laubmoosen. - Bibliotheca Botanica 129.

SACHS,J. (1874): Lehrbuch der Botanik. - 4.Aufl., Leipzig.

SCHIMPER,W.Ph. (1848): Recherches anatomiques et morphologiques sur les mousses. - (Diss.), Strasburg.

SCHMIDEL,C.C.D. (1758): De Buxbaumia (Diss.). - Neudr. in: Dissertationes rei herbariae, S.29-62, Erlangen 1783.

SCHÖMMER,F. (1949): Kryptogamenpraktikum, Stuttgart.

SCHÜRMANN,B. (1959): Über den Einfluß der Hydratur und des Lichtes auf die Ausbildung der Stomata-Initialen. - Flora 147,471-520.

SCHWENDENER,S. (1881): Über Bau und Mechanik der Spaltöffnungen. - Monatsber.d.Akad.d.Wisschftn.in Berlin 8, 833-867.

SMITH,G.M. (1955): Cryptogamic Botany, Vol.II, 2.Aufl., N.York+Lond.

SOLEREDER,H. (1899): Systematische Anatomie der Dicotyledonen, Sttgt.

STÅLFELT,M.G. (1956): Die stomatäre Transspiration und die Physiologie der Spaltöffnungen. - in RUHLAND: Hdb.d.Pflphys.III, 351-426, Berlin.

STEPPUTAT,W.& H.ZIEGENSPECK (1929): Morphologische Untersuchungen über die Phylogenie der Laubmoose. - Bot.Arch.24,1-127.

STRASBURGER,E. (1867): Ein Beitrag zur Entwicklungsgeschichte der Spaltöffnungen. - Jb.wiss.Bot.5, 297-342.

TREVIRANUS,L.C. (1811): Beiträge zur Physiologie.

TREVIRANUS,L.C. (1841): Über den Bau einiger Laubmoose. - Linaea 15, 3o9-313.

TSCHIRCH,A. (1881): Über einige Beziehungen des anatomischen Baues der Assimilations-Organe zu Klima und Standort, mit spezieller Berücksichtigung des Spaltöffnungs-Apparates. - Linnaea 43, 139-252.

UNGER,F. (1833): Die Exantheme der Pflanzen. - Ann,d.Scienc.naturel. 2.Ser., 1.Bd., Botanique, 193-2o2.

VAIHINGER,K. (1942):Die Bewegungsmechanik der Spaltöffnungen. - Protoplasma 36, 43o-443.

VAIZEY,J.R. (1888): On the anatomy and development of the sporogonium of mosses - I. Polytrichaceae. - Jour.Linn.Soc. Bot. London 24, 262-276.

VAIZEY,J.R. (1891): On the morphology of the sporophyte of Splachnum luteum. - Ann.Bot.5, 1-1o.

VERDOORN,F. (1932): Manual of Bryology. The Hague.

VOSS,F. (1917): Über die Unterschiede im anatomischen Bau der Spaltöffnungen auf Ober- und Unterseite der Laubblätter einiger Dikotylen. - Beih. Bot.Zbl.33

VOUK,F. (1876): Entwicklung des Sporogoniums von Orthotrichum. - Sitzber.d.k.Akad.d.Wiss. Wien 73,

WALDNER,M. (1879): Die Entwicklung der Sporogone von Andreaea und Sphagnum. - Bot.Zt.37, 595-597.

WARNCKE,F. (1912): Neue Beiträge zur Kenntnis der Spaltöffnungen. - Jb.wiss.Bot.5o, 21-66.

WASSERMANN,J. (1924): Beiträge zur Kenntnis der Morphologie der Spaltöffnungen. - Bot.Arch.5, 26-69.

WATSON,E.V. (1964): The structure and life of Bryophytes. - London

WEBER,F. (1937): Ein Modell der Stomata-Bewegung. - Protoplasma 28, 119-127.

WEHRMEYER,W. (1961): Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen zur Spaltöffnungs-Doppelbildung. - Protoplasma 53, 1-1o.

WEISS,A. (1865): Untersuchungen über Zahlen- und Größenverhältnisse der Spaltöffnungen. - Jb.wiss.Bot.4, 125-196.

WENDEROTH,H. (1931): Beiträge zur Kenntnis des Sporophyten von Polytrichum juniperinum. - Planta 14, 344-385.

WESTERMAIER,M. (1899): Über Spaltöffnungen und ihre Nebenapparate. in "Botan.Untersuch.", Schwendener-Festschr.,63-8o, Berl.

WETTSTEIN,F.v. (1921): Splachnaceenstudien. - Österr.bot.Ztschr.7o, 7off.

WIJK,R.v.d. (1932): Morphologie und Anatomie der Musci. - in VERDOORN: Manual of Bryology, 1-4o.

WILHELM,K. (1883): Über eine Eigentümlichkeit der Spaltöffnungen bei Coniferen. - Ber.d.dt.bot.Ges.1, 325-33o.

WILHELM,R. (1885): Über das Vorkommen von Spaltöffnungen auf den Karpellen. - (Diss.) Königsberg.

WULFF,Th. (1898): Studien über verstopfte Spaltöffnungen. - Österr. bot.Ztschr.48,2o1-2o9,252-258,298-3o5.

ZIEGENSPECK,H. (1938/39): Die Mizellierung der Turgeszensmechanismen I. Die Spaltöffnungen. - Bot.Arch.39,268-3o9,332-372.

ZIEGENSPECK,H. (1941): Der Bau der Spaltöffnungen, 3.Teil. - Repert.spec.nov.reg.veg., Beih.123, 1-56.

ZIEGENSPECK,H. (1944): Vergleichende Untersuchungen der Entwicklung der Spaltöffnungen von Monokotyledonen und Dikotyledonen im Lichte der Polariskopie und Dichroskopie. - Protoplasma 38, 197-224.

ZIMMERMANN,W. (1927): Die Spaltöffnungen der Psilophyta uns Psilotales. - Z.Bot.19, 129-17o.

ZIMMERMANN,W.& D.WOERNLE u.a. (1953): Genetische Untersuchungen an Pulsatilla V - Die Entwicklung von Haaren und Spaltöffnungen bei Pulsatilla. - Z.Bot. 41, 227-246.

A_d_d_e_n_t_a_:_

VUILLEMIN,P. (1886): Sur les homologies des mousses (Diss.). Nancy.

KENDA,C.& I.THALER, (1953): Spaltöffnungs-Siebenlinge an der Blütenepidermis von Aristolochia grandiflora. Phyton 4,31off.

LINK,D.H.F. (18o7): Grundlehren der Anatomie und Physiologie der Pflanzen. Göttingen.

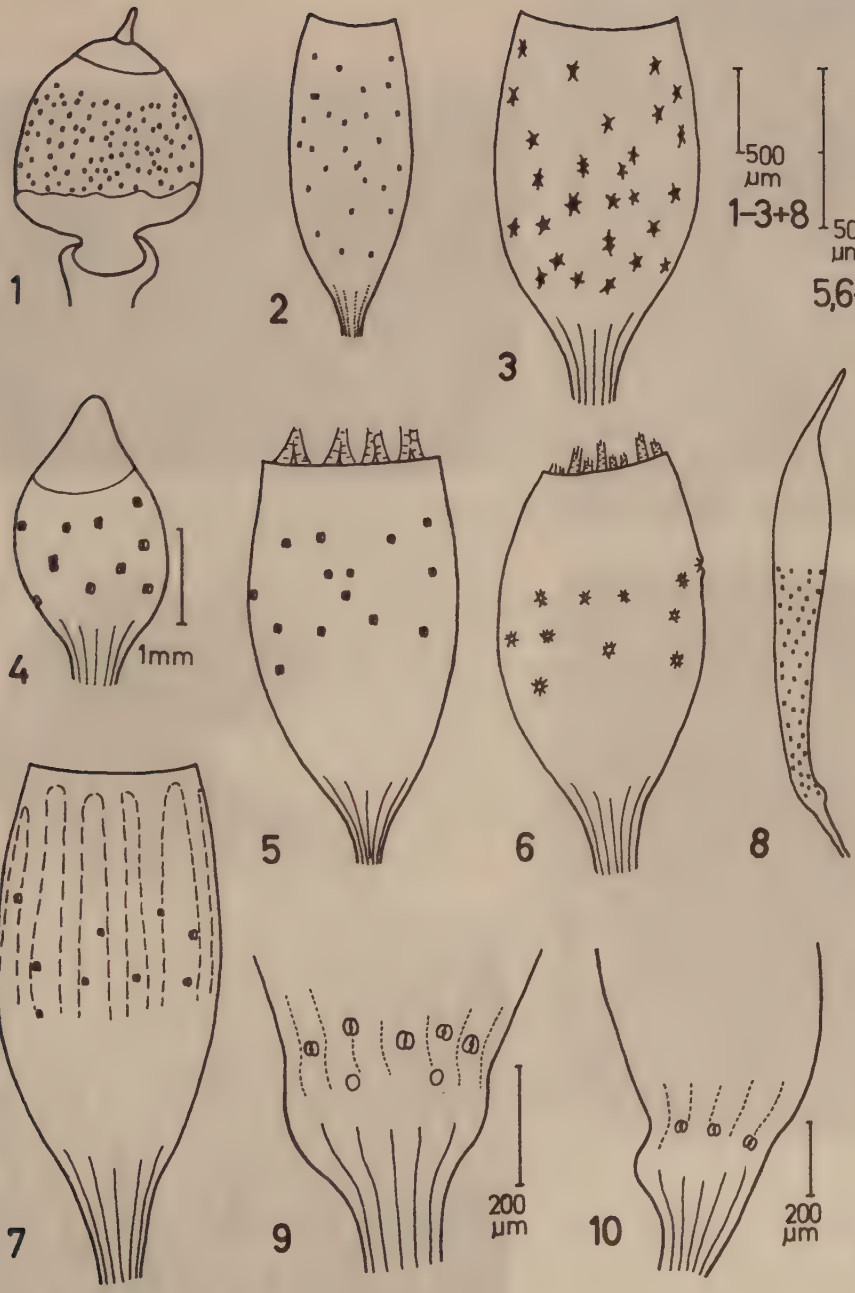
FIALA,I. (1968): Systematisch-ökologische Untersuchungen an den Protonemen der Fissidentaceen. - Österr.bot.Ztschr.115, 152-2oo.

_T_A_F_E_L_N_

mit

Erläuterungen

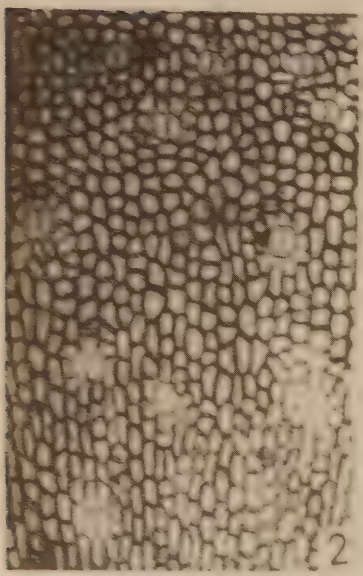
Taf.I

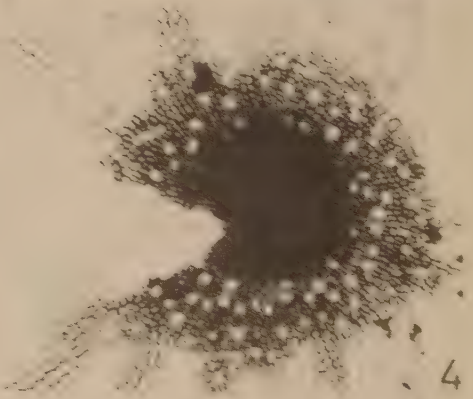


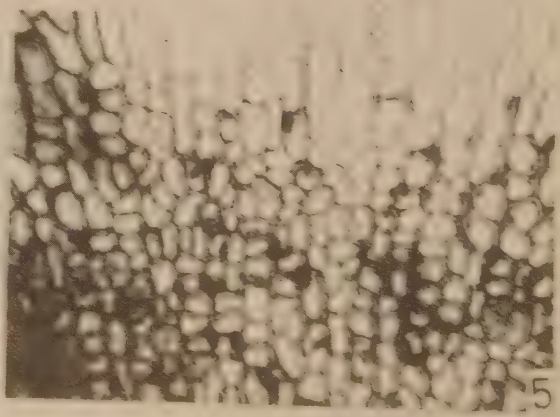
Taf.II

1

3


2


4


5

1+4 ——
2 ——— 100um
3 ———
5 ———

ERLÄUTERUNGEN ZU DEN TAFELN

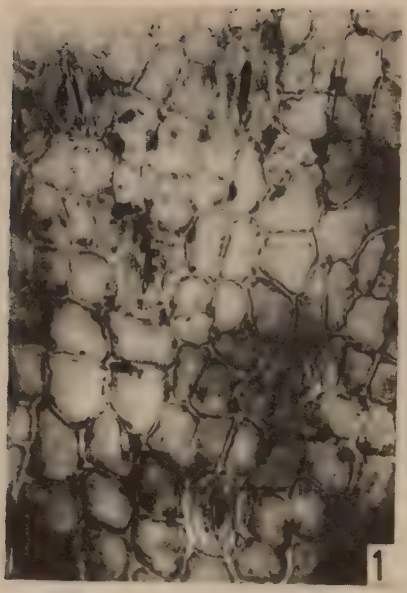
Tafel I: Anordnung der Spaltöffnungen

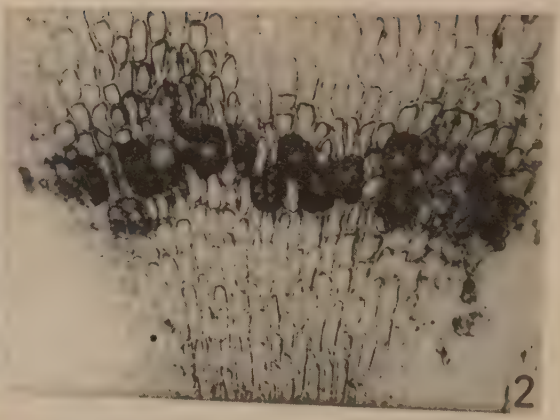
1. Sphagnum palustre: Stomata unregelmäßig über die gesamte Kapsel verteilt (gering verändert nach GOEBEL 1930)
2. Encalypta ciliata: Stomata locker über die Kapsel verteilt
3. Mnium rostratum: Eingesenkte Stomata auf der gesamten Kapsel
4. Pleuridium palustre: Stomata in geringer Anzahl auf der gesamten Kapsel (verändert nach GOEBEL 1930, 1004, Fig. 1077)
5. Orthotrichum affine: Stomata im oberen Kapselteil
6. O. anomalum: Eingesenkte Stomata in einem Gürtel um die Kapselmitte (verändert nach GOEBEL 1930)
7. O. striatum: Stomata in den Kapselfurchen in einem Gürtel um die Kapselmitte
8. Trematodon aureus: Stark verlängerte Apophyse mit zahlreichen Stomata (gering verändert nach GOEBEL 1930, 1005, Fig. 1080)
9. Pitrichum pusillum: Kapsel mit Apophysenwulst; Stomata liegen in der Mulde zur Urne hin
10. Oncophorus virens: Kapsel mit Apophysenkropf; Stomata liegen in der Mulde zur Urne hin

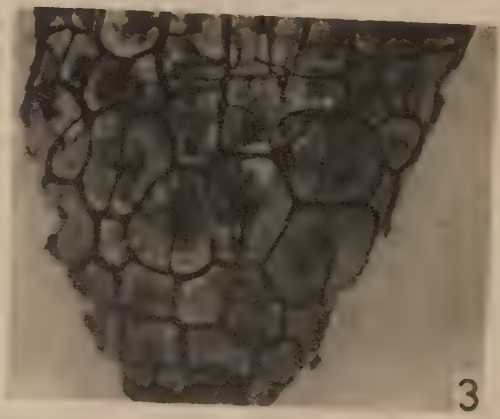
Tafel II :

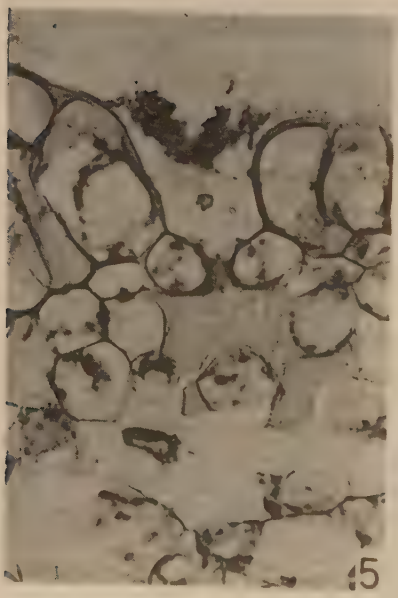
1. Polytrichum spec.: Apophysenrinne mit Stomata / länge
2. Tetraplodon angustatus: Stomata gleichmäßig über die Apophyse verteilt
3. Cratoneurum commutatum: Stomata ungleichmäßig über schmalere Apophysenzone verteilt
4. Partramia norvegica: Stomata in drei Ringen angeordnet
5. Hypnum pratense: Stomata unregelmäßig verteilt

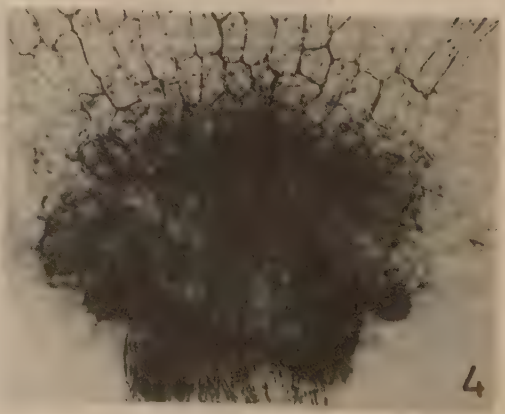
Taf.III


1


2

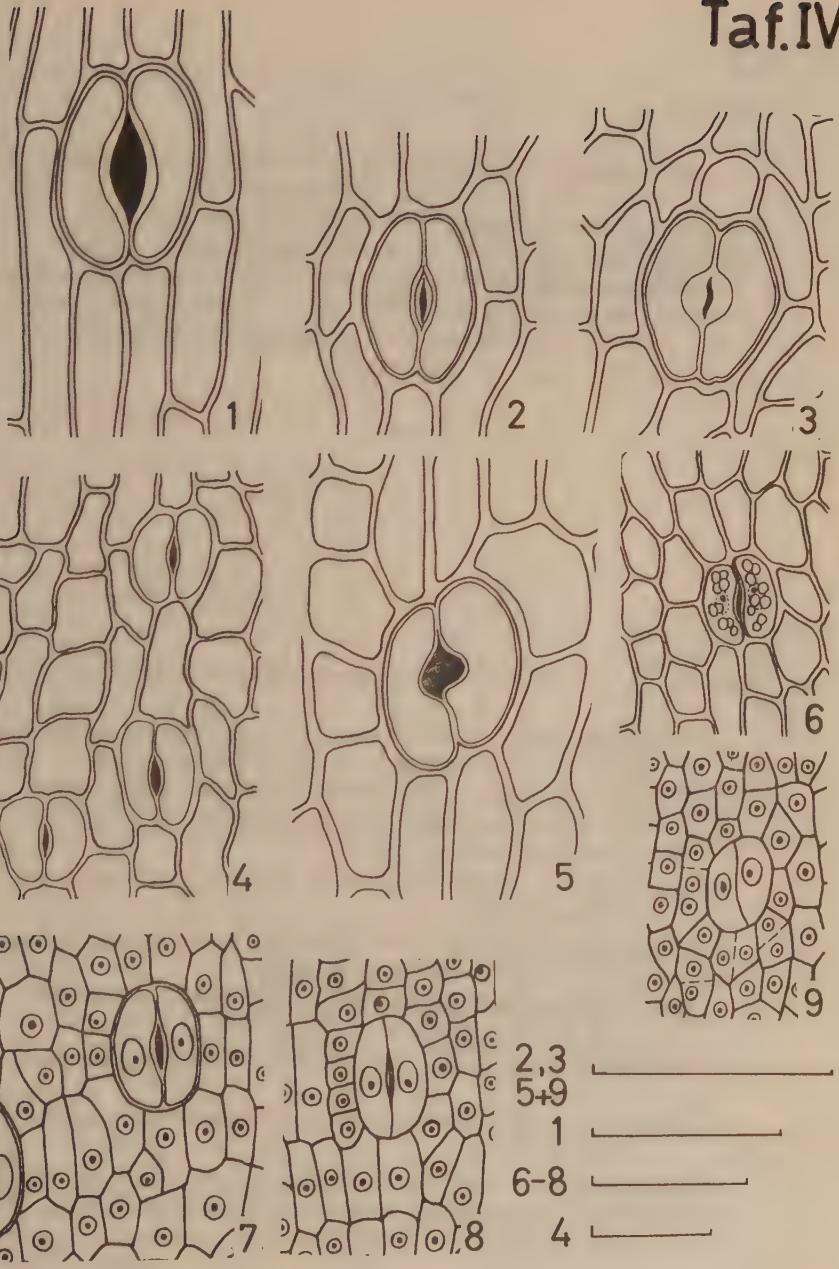

3


5


4

2+4 ——
1 —— 100µm
3+5 ——

Taf.IV



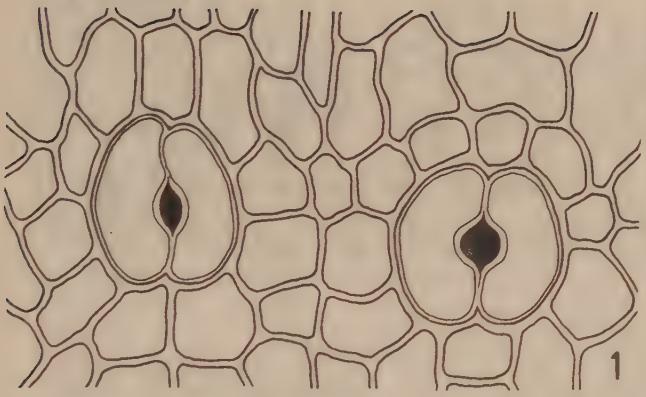
Tafel III :

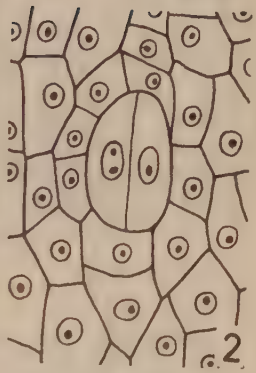
1. Funaria hygrometrica: Stomata gleichmäßig über Apophyse verteilt(verschiedene Öffnungsweiten!)
2. Didymodon spadiceus: Stomata in dichtgedrängtem Ring
3. Barbula unguiculata: Dichtgruppierte Stomata
4. Ephemerum serratum Stomata einen regelmäßigen Ring bildend
5. Mnium undulatum : Eingesenktes Stoma / quer, innere Atemhöhle von konzentrisch geschichteter Masse erfüllt

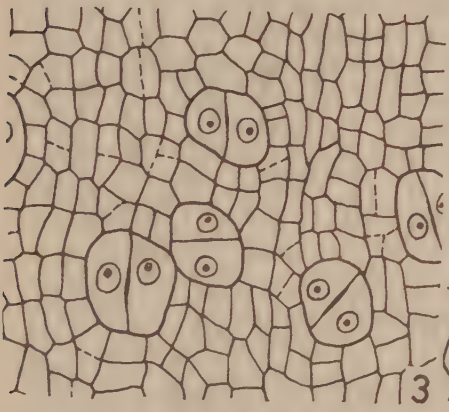
Tafel IV : Epidermisumgebung der Spaltöffnungen

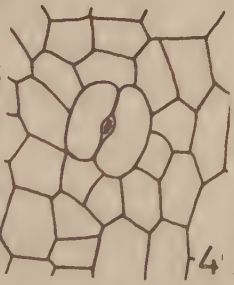
1. Anthoceros spec.: Epidermiszellen langgestreckt und in ihrem Verlauf kaum gestört ("parazytisch")
2. Grimmia pulvinata: Gestreckte Epidermiszellen, in ihrem Verlauf nur gering um das Stoma ausgebogen ("parazytisch")
3. G. pulvinata: Gering ausgebogene Epidermisnachbarzellen, stärker geteilt
4. Amblystegium serpens: Drei Stomata, von gering gebogenen Epidermisnachbarzellen umgeben
5. Rhynchostegium murale: Epidermiszellen wenig ausgebogen, aber stärker geteilt
6. Cratoneurum filicinum: Epidermiszellen strahligen Kranz bildend
7. Tortula muralis: Epidermiszellen der Stoma-Umgebung gestreckt
8. T. muralis: Epidermiszellen an einer Seite stark geteilt
9. Homalia trichomanoides: Bildung des Epidermiskranzes bei einem jungen Stoma nach dessen Teilung

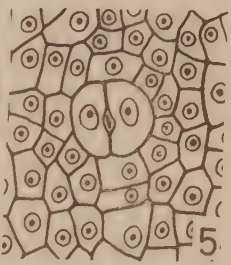
Taf.V

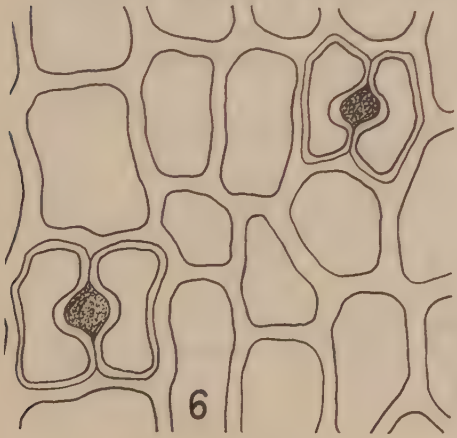


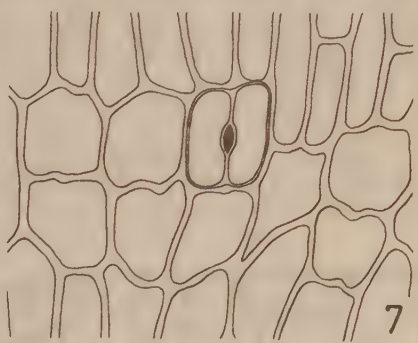






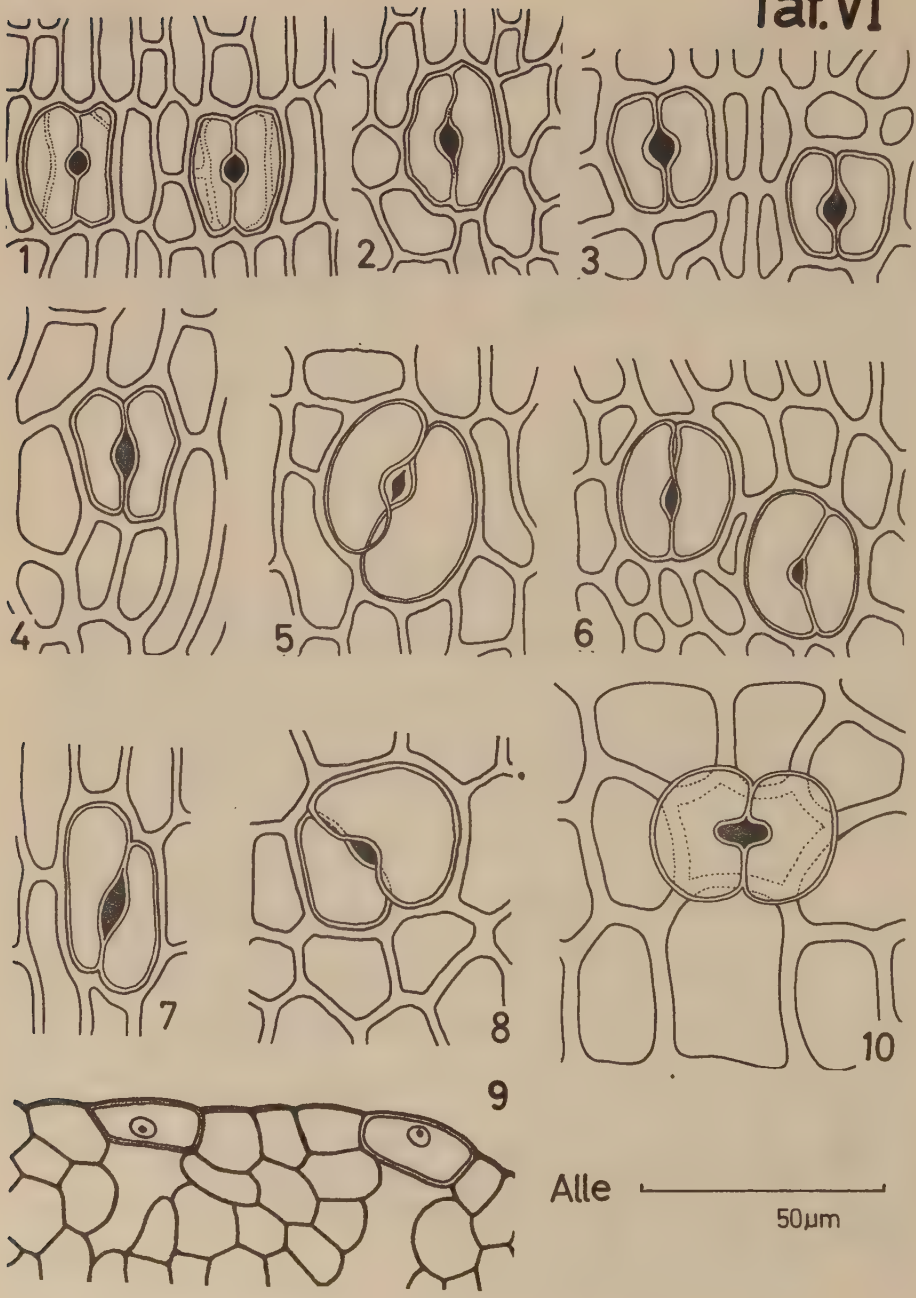






1,2,5–7
3
6
50µm

Taf. VI



Tafel V :

1. Grimmia ovalis: Stomata mit Epidermiszellkranz
2. G. pulvinata: Bildung des Epidermiszellkranzes
3. Blindia acuta: Epidermiszellen durch starke Teilung kleiner als die Stomatazellen
4. Hypnum cupressiforme: Stoma mit wenig deutlich zugeordneten Epidermiskranzzellen ("azyklisch" oder "anomozytisch")
5. Rhytidiadelphus triquetrus: Deutlicher und doppelter Epidermiszellkranz ("di- oder amphizyklisches" Stoma)

Eckig geformte Spaltöffnungen

6. Hookeria lucens: viereckige Stomata in ungeformter Epidermisumgebung (Epidermiszellen etwa von Größe der Schließzellen)
7. Fissidens pusillus: viereckiges Stoma mit sehr großzelliger, wenig zugeordneter Epidermisumgebung

Tafel VI :

1. Fissidens bryoides: Viereckige Stomata
2. Pryoerytrophyllum rostellatum: Stoma von polygonalem Umriß
3. Racomitrium sudeticum: Viereckiges Stoma
4. Paraleucobryum longifolium: Viereckiges Stoma

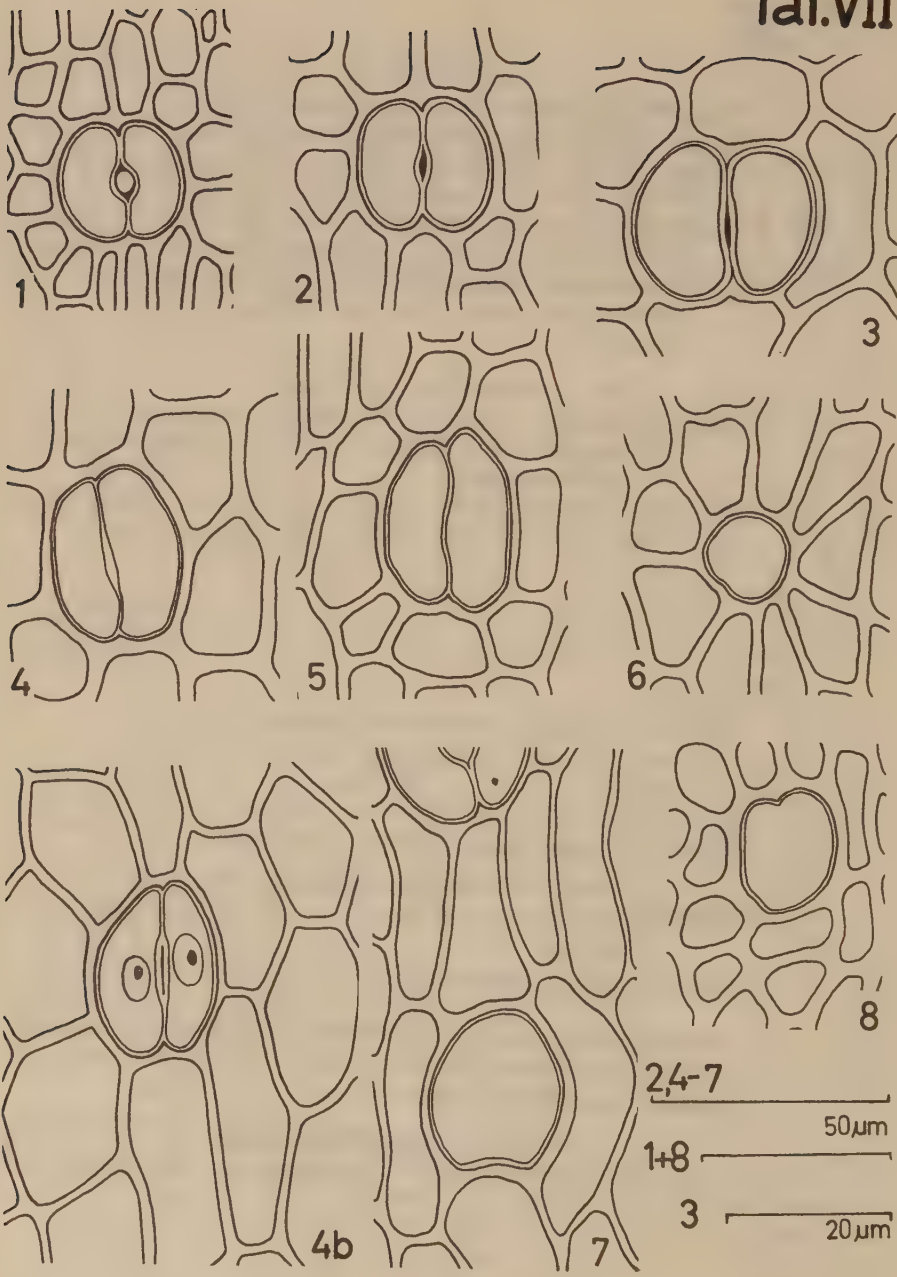
Spaltöffnungen mit ungleichen Hälften

5. Anomodon attenuatus : Stoma mit ungleich großen Schließzellen
6. Drachythecium rutabulum: Schließzellen ungleich durch die im Porus geknickte Trennwand
7. Anomodon attenuatus: Schließzellen gegeneinander verschoben
8. Grimmia tergestina: Stoma mit ungleich großen Schließzellen
9. Hygrohypnum luridum: Quergeteilte Stomata / quer

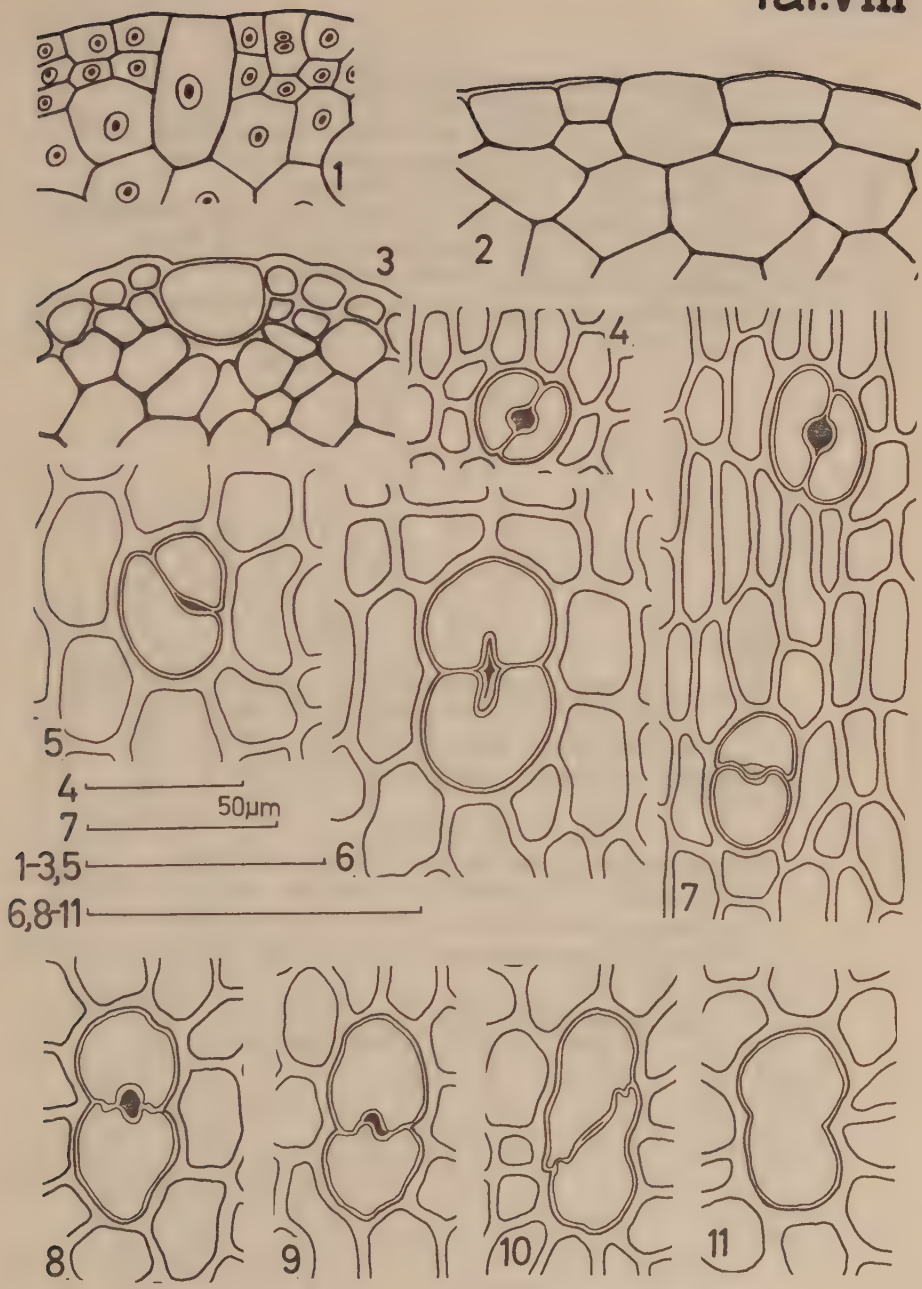
Porusformen und Porusreduktion

10. Bartula fallax: Stoma breiter als lang und "querporig".

Taf.VII



Taf.VIII



Tafel VII :

1. Brachythecium rivulare: Rundporiges Stoma
2. Hypnum fertile: Runder Porus, spindelig verengt
3. H. cupressiforme: Porus spaltförmig angelegt, ungeöffnet
4. Anomodon attenuatus: Porusanlage ohne Porusbildung

4b. Pohlia nutans: Langer Porus, verkürzt

5. Rhynchstegium murale: Nur noch Trennwand ohne Porusanlage
6. Hypnum fertile: Ungeteiltes, klein gebliebenes Stoma
7. Rhynchostegium murale: Ungeteiltes Stoma
8. Racomitrium sudeticum: Ungeteiltes Stoma mit polarem Wandansatz

Tafel VIII :

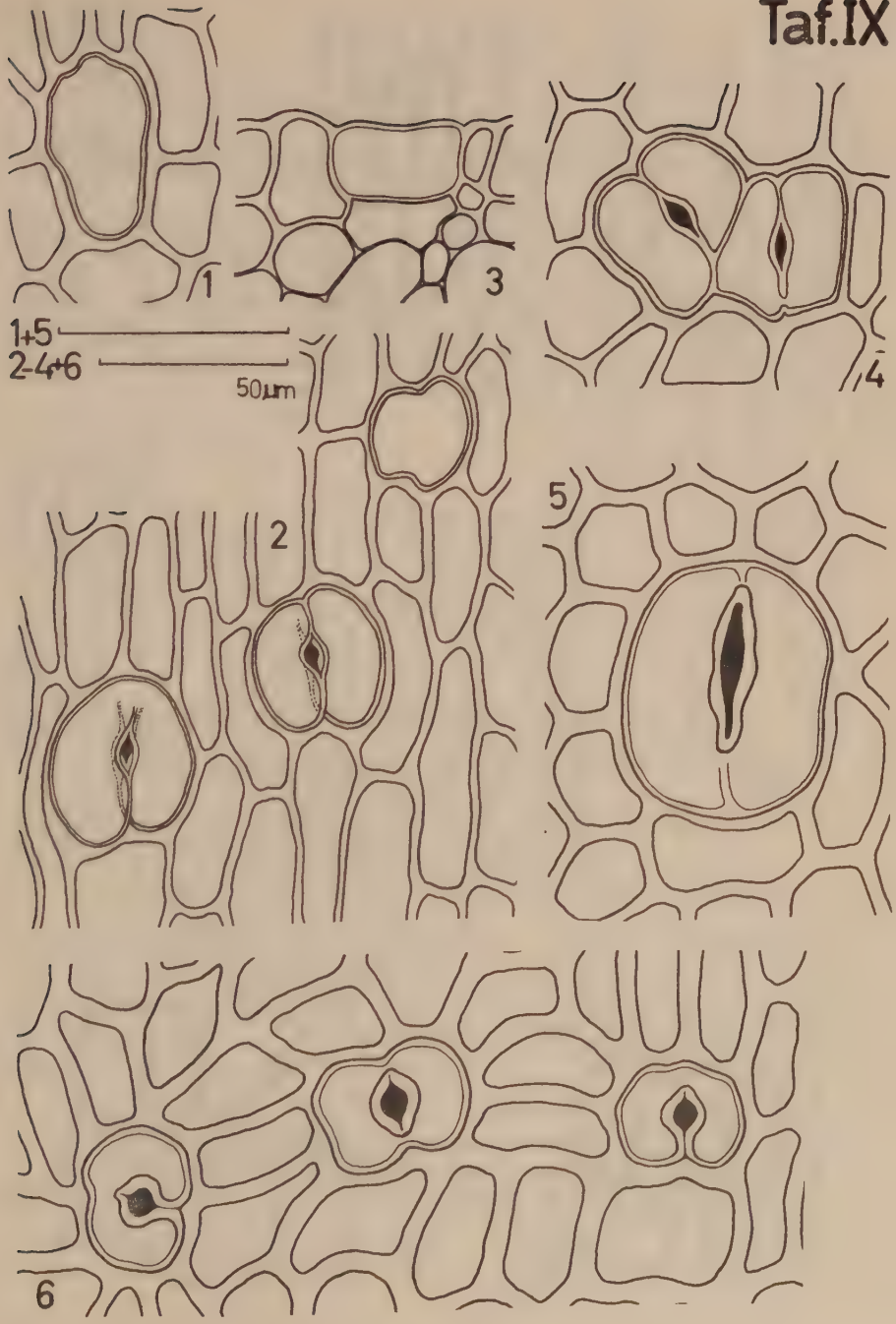
1. Splachnum sphaericum: Junges, ungeteilt gebliebenes Stoma quer, wächst bei Wachstumszunahme in die Tiefe
2. Oncophorus virens: Ungeteiltes Stoma / quer
3. Grimmia pulvinata: Ungeteiltes Stoma / quer

Quergeteilte Stomata

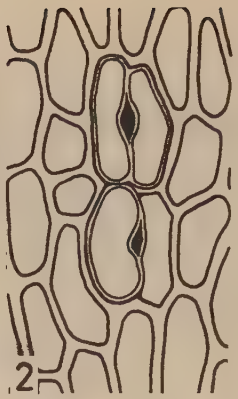
4. Brachythecium rivulare: Schräggeteiltes Stoma
5. B. starkei: Schräggeteiltes Stoma mit ungleichen Hälften
6. Barbula fallax: Quergeteiltes, querporiges Stoma
7. Platyhypnidium riparoides: Normales und quergeteiltes Stoma
8. bis Taf. IX / 1 .

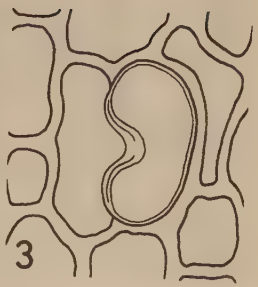
Oxyrhynchium swartzii: Reduktionsformen von querporigen Stomata (von derselben Kapsel!)

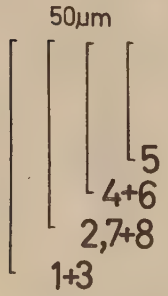
Taf.IX

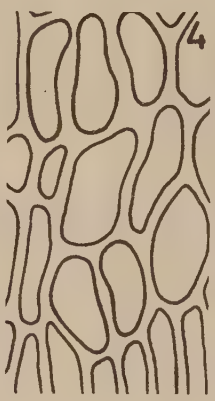


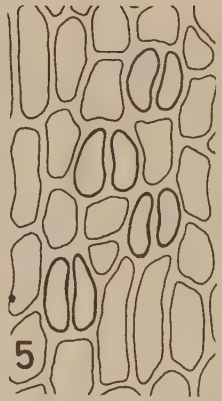
Taf.X

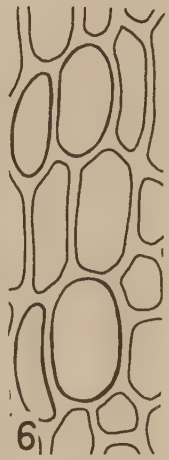


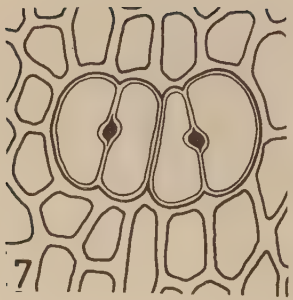


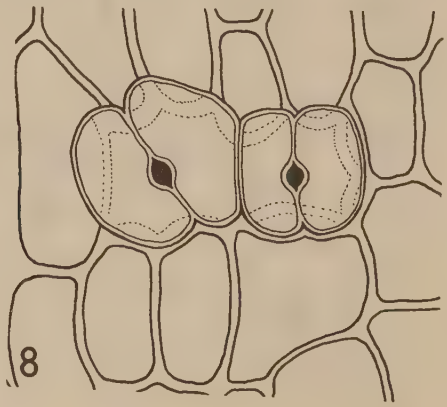












Tafel IX : Spaltöffnungen mit teils resorbierter Trennwand

2. Dicranum undulatum: Stomata mit einseitig aufgelöster Trennwand
3. dgl. : Stoma mit aufgelöster Trennwand / quer
4. Grimmia tergestina: "Adossiertes" Zwillingsstoma mit teils resorbierter Trennwand
5. Polytrichum alpinum: Stoma mit resorbierter Trennwand ("Stoma liber")
6. Fissidens adianthoides: 3 Stomata mit teils resorbierter Trennwand (seitl. "Stomata applicata"; Mitte: "Stoma liber")

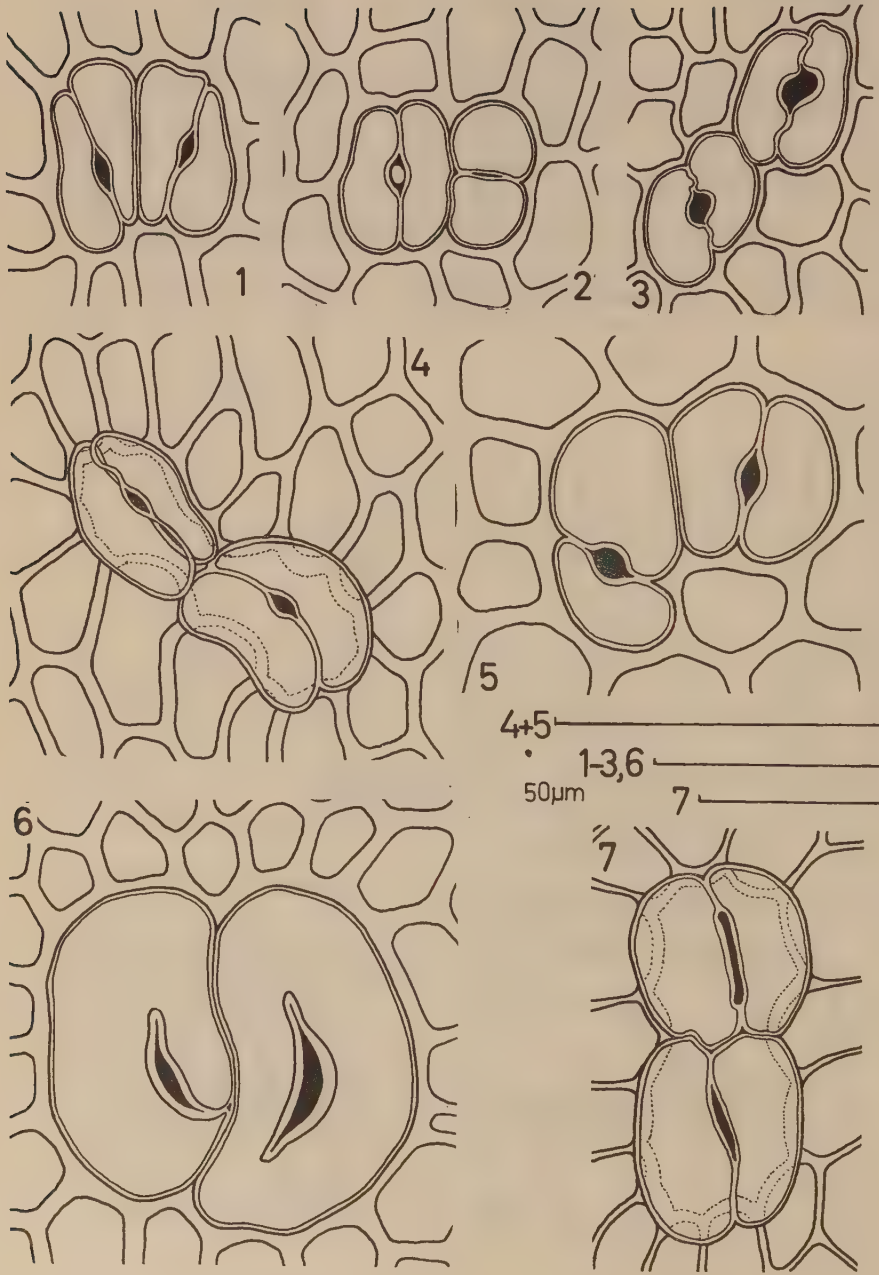
Tafel X : Epidermis-ähnliche Spaltöffnungen

1. Dicranum scoparium: Stoma mit verdickten Wänden und ver - schlossenem Porus
2. Anomodon attenuatus: "Seriales" Zwillingsstoma mit einer Epidermiszelle als Schließzelle
3. Oxyrhynchium swartzii: Stoma mit einer epidermisartigen Schließzelle
4. Campylopus flexuosus: Stomatalose Apophyse mit stomataartig geformten Epidermiszellen
5. Dicranum scoparium: Stomataähnliche Apophysen-Epidermiszellen
6. dgl. : Stoma-ähnliche Epidermiszellen mit ungleichen Hälften

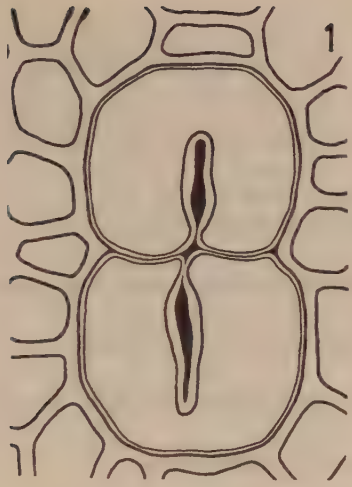
Mehrlings - Spaltöffnungen

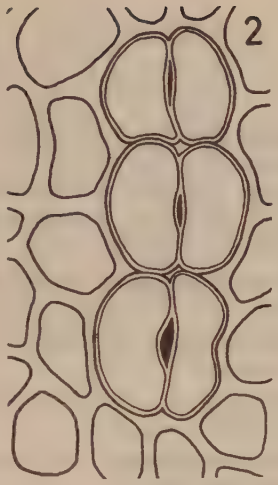
7. Brachythecium rivulare: "Laterale" Zwillingsstomata
8. Fissidens crassipes: "Laterale" Zwillingsstomata (eins etwas schräg)

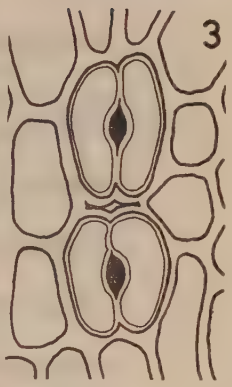
Taf.XI

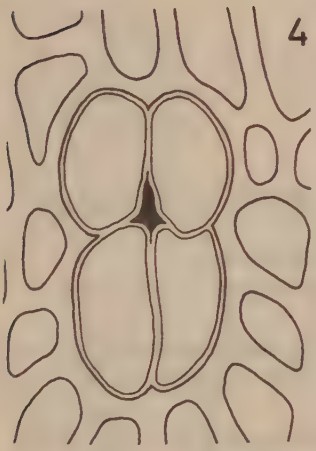


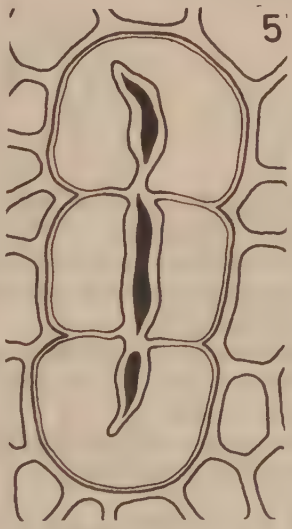
Taf. XII

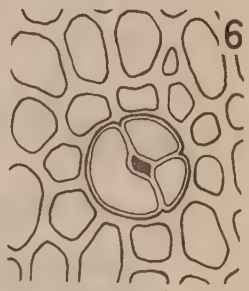


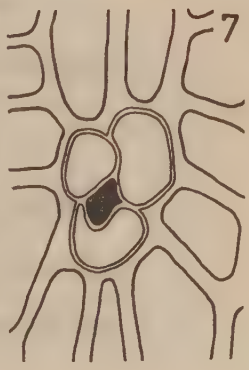


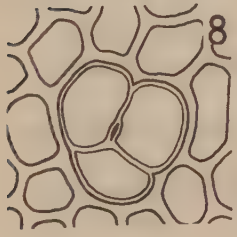


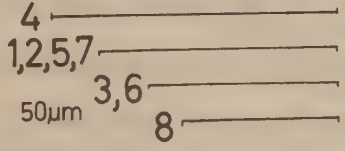












Tafel XI :

1. Brachythecium starkei: Laterale Zwillingsstomata (beide gering schräg)
2. B. rutabulum: "Adossierte" Zwillingsstomata
3. Oxyrhynchium swartzii: Verschobene Zwillingsbildung ("lateroserial")
4. Homalia trichomanoides: Schrägliegende "seriale" Zwillingsstomata
5. Pleurozium schreberi: Verschobene "adossierte" Zwillings - stomata
6. Polytrichum alpinum: Laterale Zwillingsstomata mit teils resorbierter Trennwand
7. Cratoneurum commutatum : "Seriale" Zwillingsstomata ("Spindelporus")

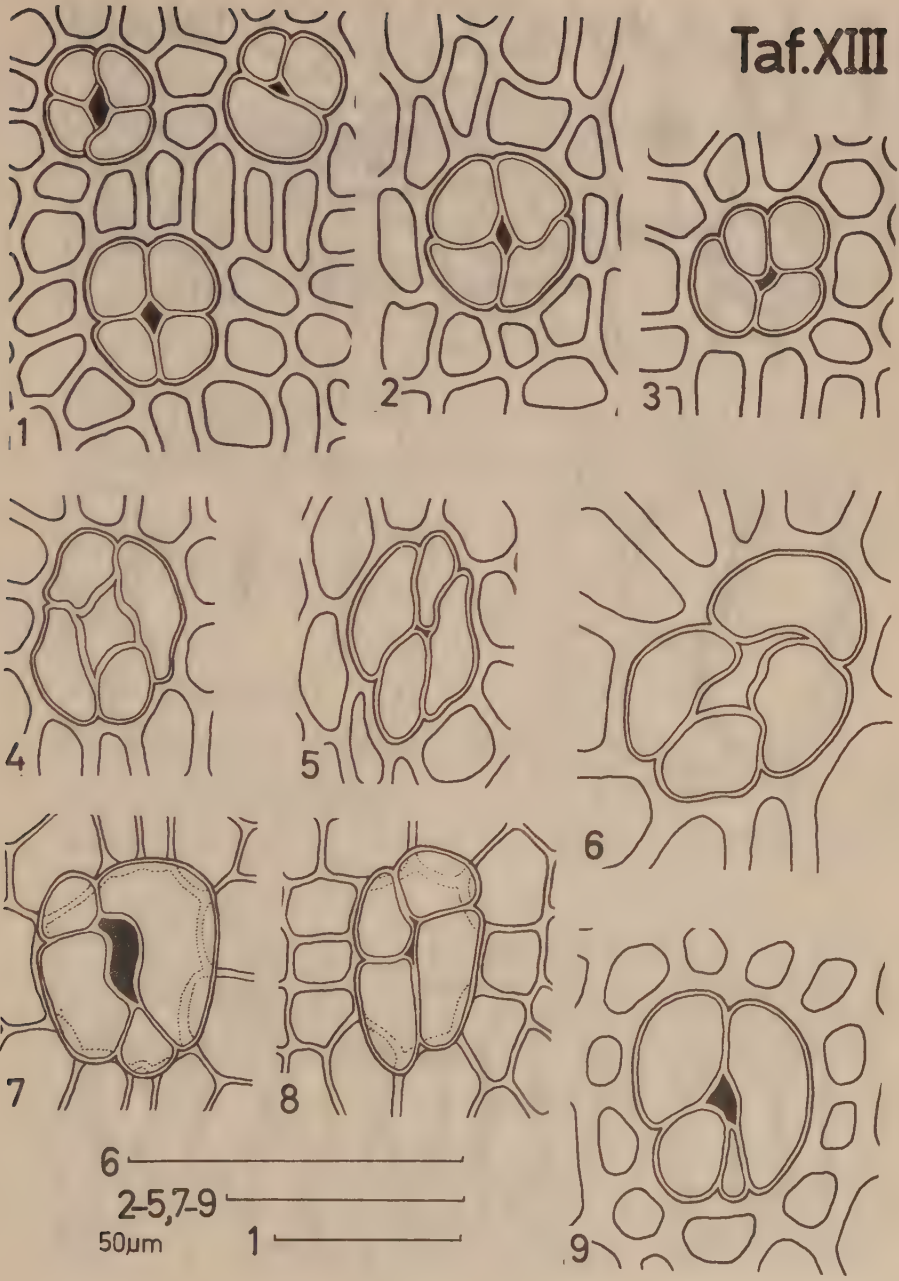
Tafel XII :

1. Polytrichum alpinum : Seriale Zwillingsstomata mit resor - bierter Trennwand
2. Brachythecium starkei: Seriale Drillingsstomata
3. Anomodon attenuatus: Seriale Zwillingsstomata (mit schmaler Zwischenzelle)
4. Camptothecium lutescens : Seriale Zwillingsstomata ($P_o$rus bei einem fehlend, beim anderen basal verschoben, "vierzellartig!")
5. Polytrichum alpinum : Seriale Drillingsstomata mit resorbierten Endtrennwänden

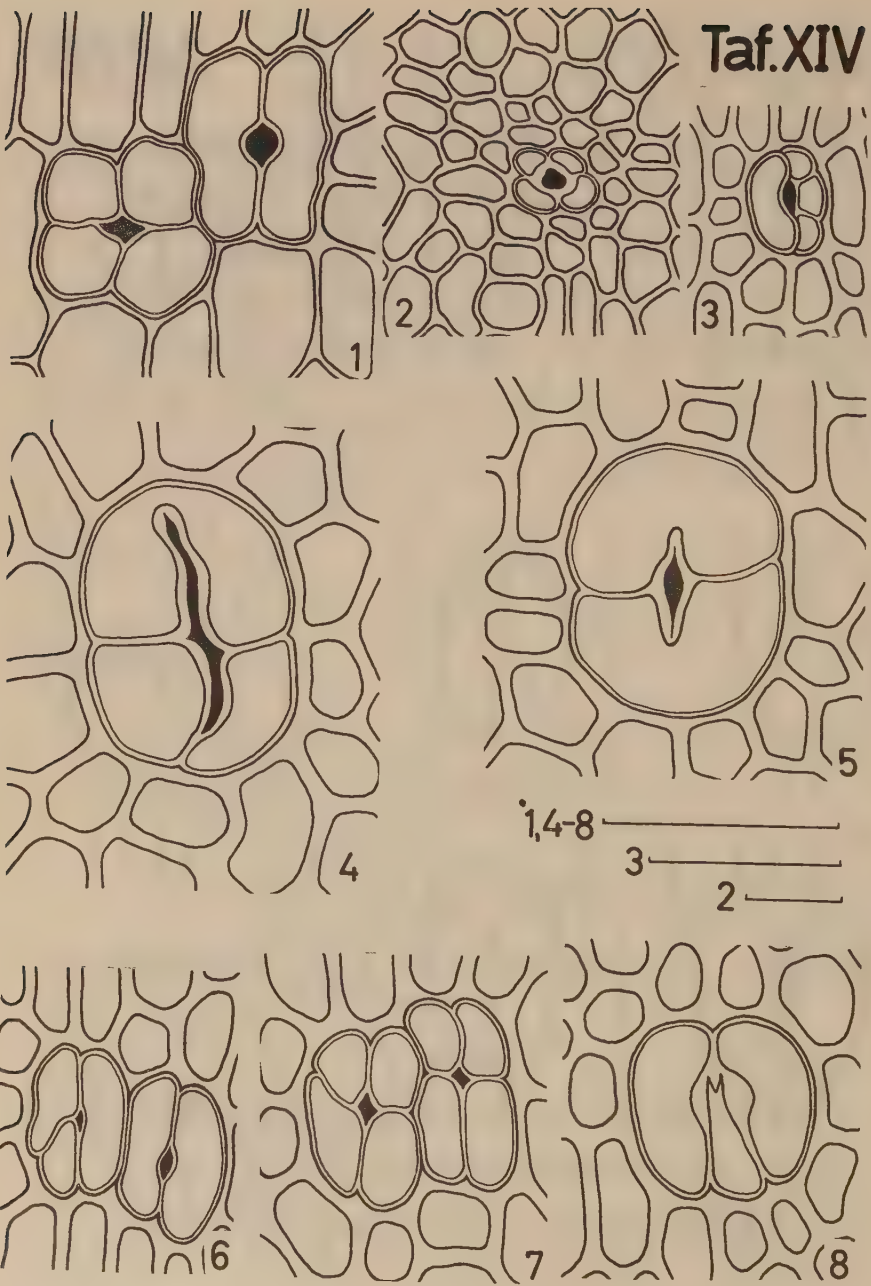
Mehrzell - Spaltöffnungen

6. Brachythecium rivulare: Dreizellstoma mit einer geteilten Schließzelle
7. Fissidens osmundoides: Quergeteiltes Dreizellstoma mit großem $P_o$rus
8. Dichodontium pellucidum: Quergeteiltes Dreizellstoma mit reduziertem Porus in der Zusatzwand

Taf.XIII



Taf. XIV



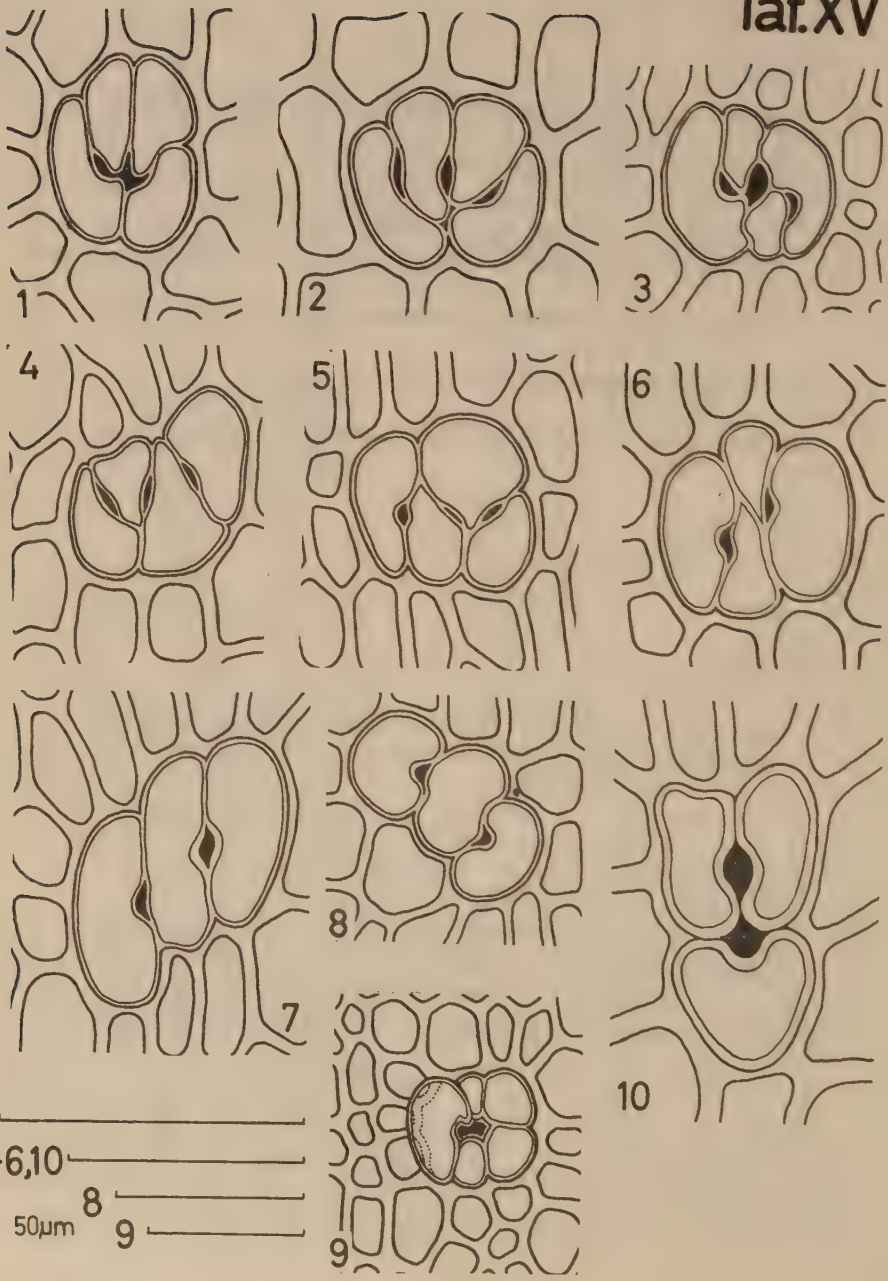
Tafel XIII :

1. Dichodontium pellucidum: Apophysenteil mit 3- und 4-Zellstomata
2. Brachythecium starkei: 4 - Zellstoma
3. dgl. : 4 - Zellstoma
4. Eurhynchium striatum: 4 - Zellstoma mit großem Porus
5. Brachythecium starkei: Schräggeteiltes 4-Zellstoma ohne Porus
6. Cirriphyllum crassinervium: Schrägorientiertes 4-Zellstoma mit großem Porus
7. Cratoneurum commutatum: Ungleiches 4-Zellstoma mit großem Porus
8. dgl. : " "(reduzierter Porus)
9. Camptothecium lutescens: Stark ungleichzelliges 4 - Zellstoma

Tafel XIV :

1. Anisothecium varium: Zwillingsbildung mit 4-Zellstoma
2. Pylaisia polyantha: Großporiges 4-Zellstoma in stark geteiltem Epidermisbereich
3. " --- " :"Unechtes" 4-Zellstoma, nur eine Schließzelle doppelt geteilt
4. Polytrichum alpinum: 4 - Zellstoma mit Wandresorption
5. dgl. : 4 - Zellstoma mit resorbierter Trennwand (erscheint querporig-quergeteilt; vgl. Taf. VII/6)
6. Brachythecium starkei: Zwillingsbildung mit 3-Zellstoma
7. dgl. : Zwillingsbildung aus zwei 4-Zellstomata
8. Rhytidiadelphus triquetrus: Dreifachstoma, stark reduziert

Taf. XV



Tafel XV : Bildung von Mehrfachspaltöffnungen

1. Brachythecium starkei: 4 - Zellstoma mit längsorientierten Zusatzwänden und verzweigtem Porus
2. dgl. :Vierfachstoma mit drei Pori, gemeinsame Zellwandwurzel
3. Eurhynchium striatum: 4-Zellstoma mit längsorientierten Zusatzwänden, je mit eigenem Porus
4. Brachythecium plumosum: Vierfachstoma
5. Rhytidiadelphus triquetrus: Vierfachstoma mit reduziertem Hauptporus
6. " — — — " :Vierfachstoma ohne Hauptporus
7. Pylocomium splendens: Dreifachstoma mit angegliederter Schließzelle
8. Oxyrhynchium swartzii: Dreifachstoma
9. Dreifachstoma mit Zusatzteilungen und verschmolzenem Porus (in Apophysenregion mit starker Teilung)
10. Fissidens taxifolius: Dreifachstoma mit Schwesterzelle als basal quer angelagerte Schließzelle mit eigenem Porus

Taf. XVI

Taf. XVI

Tafel XVI : Übersicht über die verschiedenen Stomataformen der Laubmoose und ihre Fehlbildungen

1. Verkleinerung des Stomata-Porus
   a)Großporig (Anthoceros spec.;IV,1)
   b)Langporig (Bryum capillare)
   c)Verkürzt langporig (Pohlia nutans;VII,4b)
   d)Spindelporig (Grimmia pulvinata; IV,2)
   e)Rundporig (Grimmia ovalis; V,1)
   f)Querporig (Barbula fallax ; VI,1o)
   g)Runder Porus,durch Anlagerungen verkleinert (Grimmia pulvinata; IV,3)

2. Porusreduktion und Trennwandauflösung
   a)Rundporiges Stoma,durch Pfropf verschlossen (Brachythecium rivulare ; VII,1)
   b)Rundporiges Stoma,spindelförmig verschmälert (Hypnum fertile; VII,2)
   c)Rundporiges Stoma mit Spaltanlage(Hypnum cupressiforme VII,3)
   d)Trennwand mit Porusverdickung (Anomodon attenuatus; VII,4)
   e)Trennwand ohne Porusanlage (Rhynchostegium murale;VII,5)
   f)Trennwand resorbiert,beide polare Ansatzstellen noch vorhanden,(Dicranum undulatum;IX,2)
   g)Trennwand resorbiert,bis auf apikale Ansatzstelle (Racomitrium sudeticum;VII,8)
   h)Trennwand gänzlich resorbiert (Rhynchostegium murale; VII,7)
   i)Primär ungeteiltes,kleingebliebens Stoma (Hypnum fertile; VII,6)

3.Auflösung der Trennwand mit freiem Porus
   a)Trennwand unipolar resorbiert(Dicranum undulatum;IX,2)
   b)Trennwand je uni- und bipolar resorbiert (Fissidens adiantoides ; XI,6)
   c)Trennwand bipolar resorbiert (Polytrichum alpinum;IX,5)
   d)Trennwand bipolar resorbiert zu fusioniertem oder einzelligem "Stoma funarioideum" (Funaria hygrometrica)

4.Epidermisähnliche Stomata

a)Trennwand verbreitert und Porus verschlossen (Dicranum scoparium ; X,1)

b)Epidermisähnliche Stomata (Dicranum scoparium ; X,5)

c)Stomata-Rudimente bei stomataloser Art (Campylopus flexuosus;X,4)

5.Schräg - und quergeteilte Stomata

a)Schräggeteiltes Stoma (Brachythecium rivulare;VIII,4)

b)Schräggeteiltes Stoma mit verschobenem , verengtem Porus (Brachythecium starkei ; VIII , 5)

c)Quergeteiltes,querporiges Stoma (Barbula fallax; VII,6)

d - g)Quergeteilte Stomata (Oxyrhynchium swartzii)

d)rundporig,VIII,9)

e)mit verengtem Porus (VIII,1o)

f)mit reduziertem Porus (VIII,11)

g)mit resorbierter Trennwand (VII,12)

h)ungeteilt (IX,1)

6.Einzelne Schließzellen (in verschiedenen Kombinationen)

a)Einzelne Schließzelle mit Epidermiszelle (Oxyrhynchium swartzii; X,3)

b)Serialer Zwilling mit Stoma aus Schließ- und Epidermiszelle (Anomodon attenuatus ;X,2)

c)Schwesterzelle als Schließzelle,zusätzlicher Porus (Fissidens taxifolius ; XV,1o)

d)Dasselbe,aber mit großem gemeinsamen Porus (Fissidens osmundoides;XII,7)

e)Dasselbe mit reduziertem Porus(Dichodontium pellucidum ;XII,8)

Bei d) und e) könnte es sich auch um quergeteilte Dreizellstomata handeln!

7.Dreizell- und Dreifachbildungen

a)Dreizellstoma,nur eine Schließzelle mit Zusatzteilung (Brachythecium rivulare ;XII,6)

b)Dreizellstoma,schräge Zusatzwand mit eigenem Porus (Br.starkei)

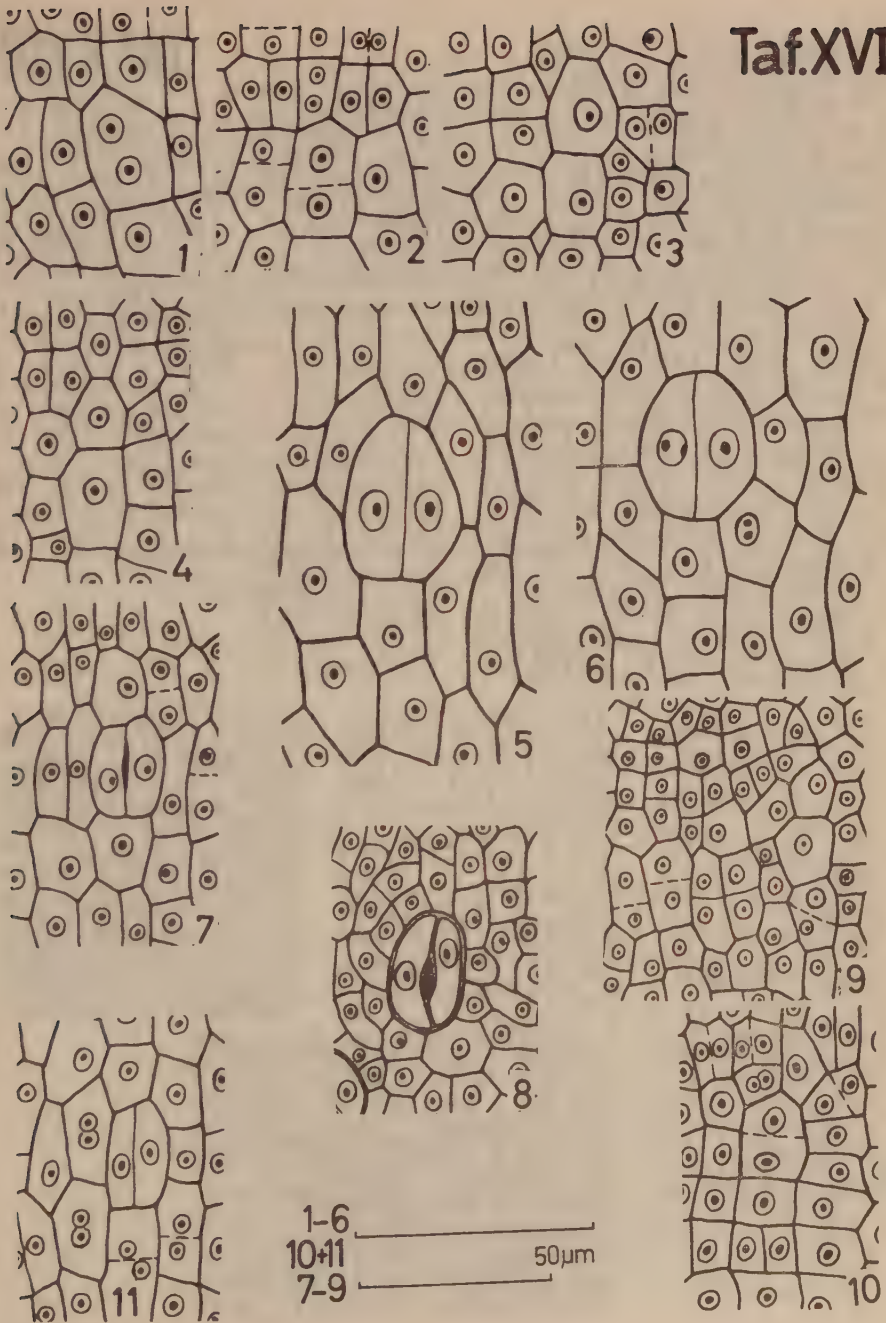
c)Dreifachstoma (Hypnum pratense)
d) dgl. (Oxyrhynchium swartzii; XV,8)
e) dgl.,Pori reduziert und Mittelzelle klein (Rhytidiadelphus triquetrus,XIV,8)
f)"Pseudo-Vierzellstoma":eine Schließzelle zweimal geteilt (XIV,3)

8.Vierzell- und Vierfachbildungen
a)Vierzellstoma,beide Schließzellen mit Zusatzteilung (Brachythecium starkei,XIII,2)
b)Vierzellstoma,Zusatzwände apikalwärts gebogen und verzweigter Porus (B.starkei,XV,1)
c)Vierfachstoma,Zusatzwände aus gemeinsamer Wurzel und mit eigenem Porus(B.starkei,XV,2)
d)Vierzellstoma,Zusatzwände entgegengesetzt umgebogen, mit eigenem Porus (Eurhynchium striatum,XV,3)
e)Vierfachstoma (Brachythecium plumosum,XV,4)
f)Vierfachstoma mit reduziertem Mittelporus (Rhytidiadelphus triquetrus,XV,5)
g)Vierfachstoma ohne Mittelporus (XV,6)
h)Vierfachstoma mit Porusverschmelzung und einer Zusatzteilung (XV,9)

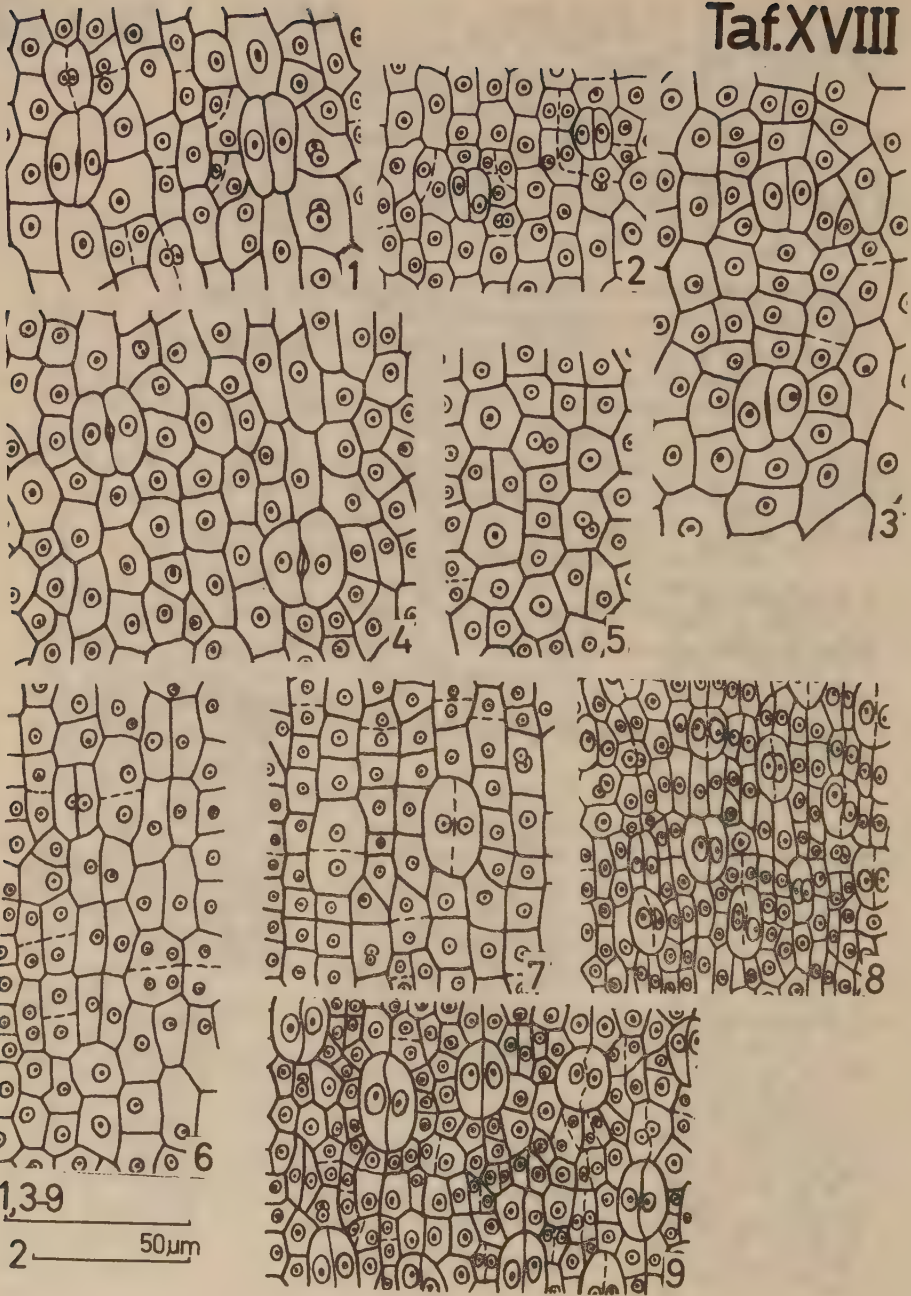
9.Laterale Mehrlingsstomata
a)Normale Zwillingsstomata (Brachythecium rivulare, X,7)
b)Zwillingsstoma mit quergeteiltem Partnerstoma (Br,rutabulum,XI,2)
c) " mit dreizelligem Partnerstoma(B.starkei;XIV,6)
d) " mit 4 zelligem Partnerstoma(Anisothecium varium ,XIV,1)
e) " aus zwei Vierzellstomata,Br,starkei,XIV,6)
f) " mit ungeteiltem Partnerstoma(Fissidens crassipes)
g)mit angelagerter Einzelschließzelle und Zusatzporus (Hylocomium splendens,XV,7)

1o.Seriale Mehrlingsstomata
a)Schräg übereinanderliegende Zwillinge(Oxyrhynchium swartzii,XI,3)
b)Seriale Zwillinge,spindelporig(Cratoneurum comm.,XI,7
c) " " mit aufgelösten Trennwänden (Polytrichum alpinum,XII,1)

Taf. XVII



Taf. XVIII



Tafel XVII : Stomata-Entwicklung im Epidermisverband

D i c r a n a l e s:

1. Cynodontium virens: Initialzelle bei der Kernteilung
2. " " : Initialzelle teilt sich in Mutter- und Schwesterzelle
3. Blindia acuta: Stomata-Mutter- und - schwesterzelle
4. Anisothecium varium: Größere Schwesterzelle wird Mutterzelle
5. Rhabdoweisia crenulata: Geteiltes Stoma mit noch wenig veränderter Epidermis
6. " " : Geteilte Epidermis mit Kranzbildung
7. Dicranum scoparium: Stoma aus Schwesterzelle, Porusbildg.
8. Ceratodon purpureus: Fertiges Stoma mit ungeordnetem Epidermiskranz

E u b r y a l e s :

9. Mnium rostratum: Bildung und Teilung von Initialzellen
10. Bryum capillare: Initialzelle in Teilung, deutlicher Epidermiskranz
11. Pohlia nutans: Geteiltes Stoma mit Epidermiskranz

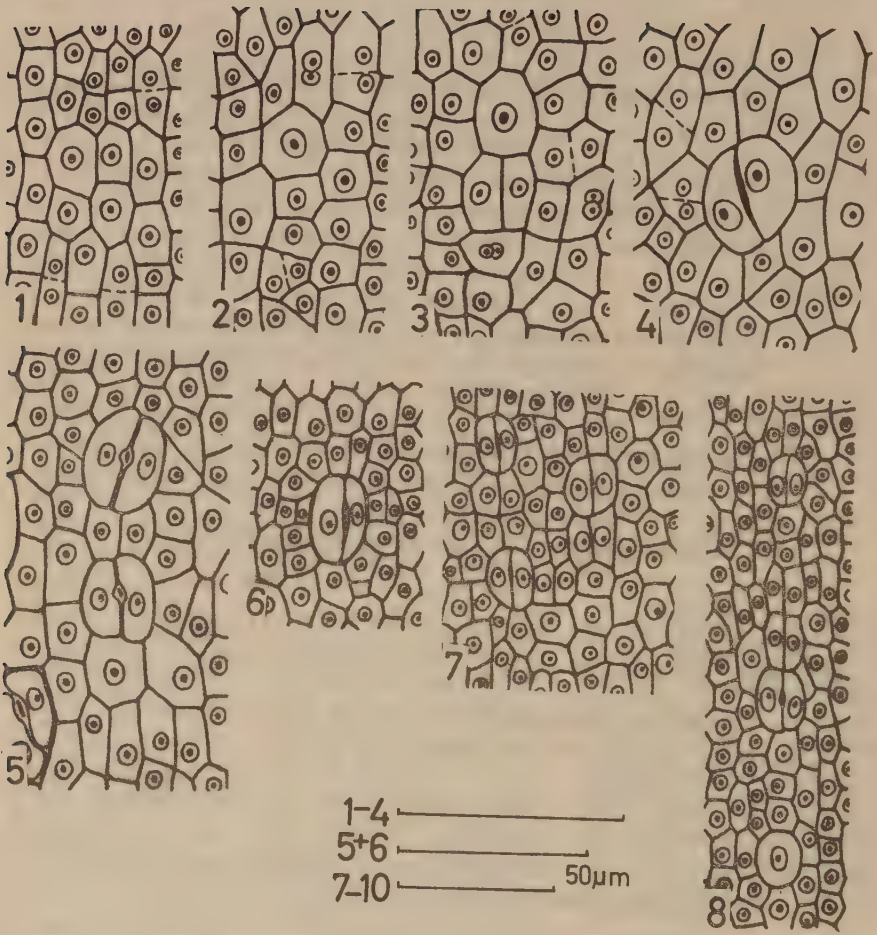
Tafel XVIII :

1. Bryum capillare: Geteilte Stomata mit Anlegung eines doppelten Epidermiskranzes
2. " " " "
3. " " : Zwei Stomata im Strang hintereinander liegend
4. " " : Porusbildung, zuerst kurz u. spindelförmig
5. Splachnum sphaericum: Initialzellen
6. " " : Querteilung von Initialzellen
7. " " : Mutterzellen mit Quer- und Längsteilung

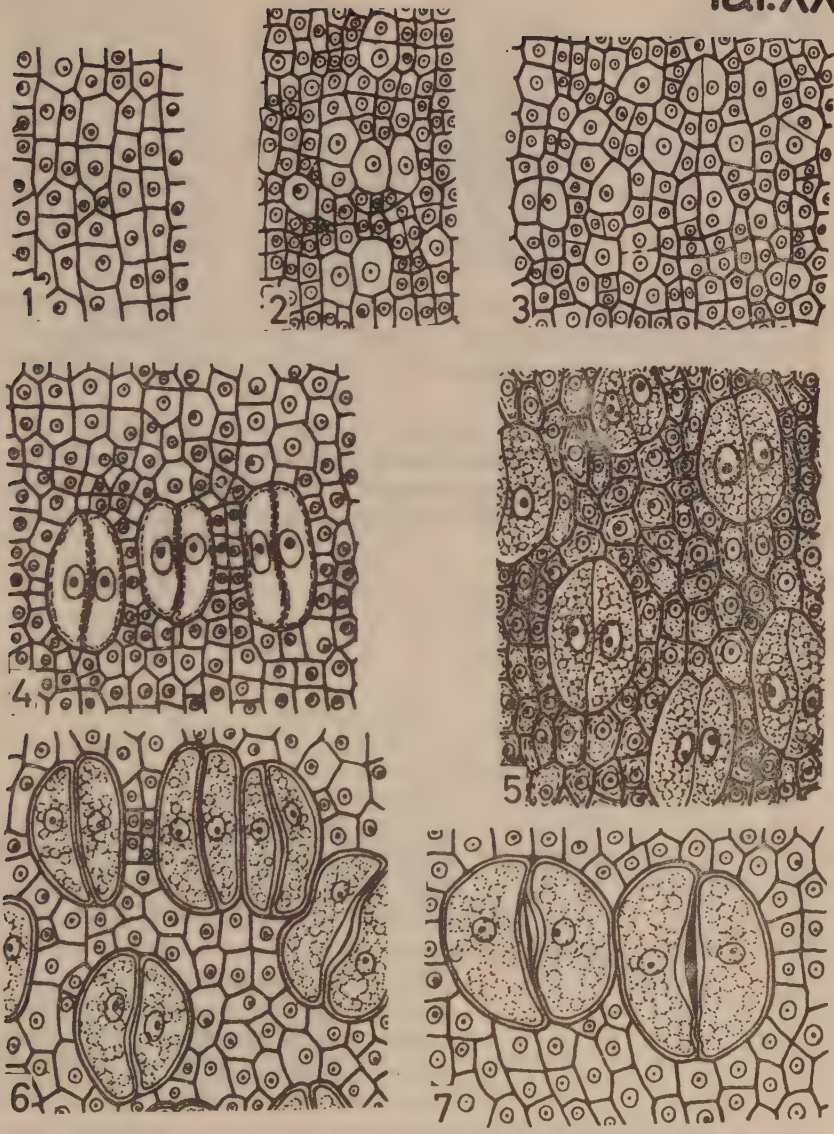
F u n a r i a l e s :

8. Funaria hygrometrica: Stomata-Teilung, Epidermis noch ungeteilt
9. " " : Geteilte junge Stomata mit noch durchgehender Trennwand, Epidermis stärker geteilt

Taf. XIX



Taf. XX



Tafel XIX :

P l e u r o c a r p i :

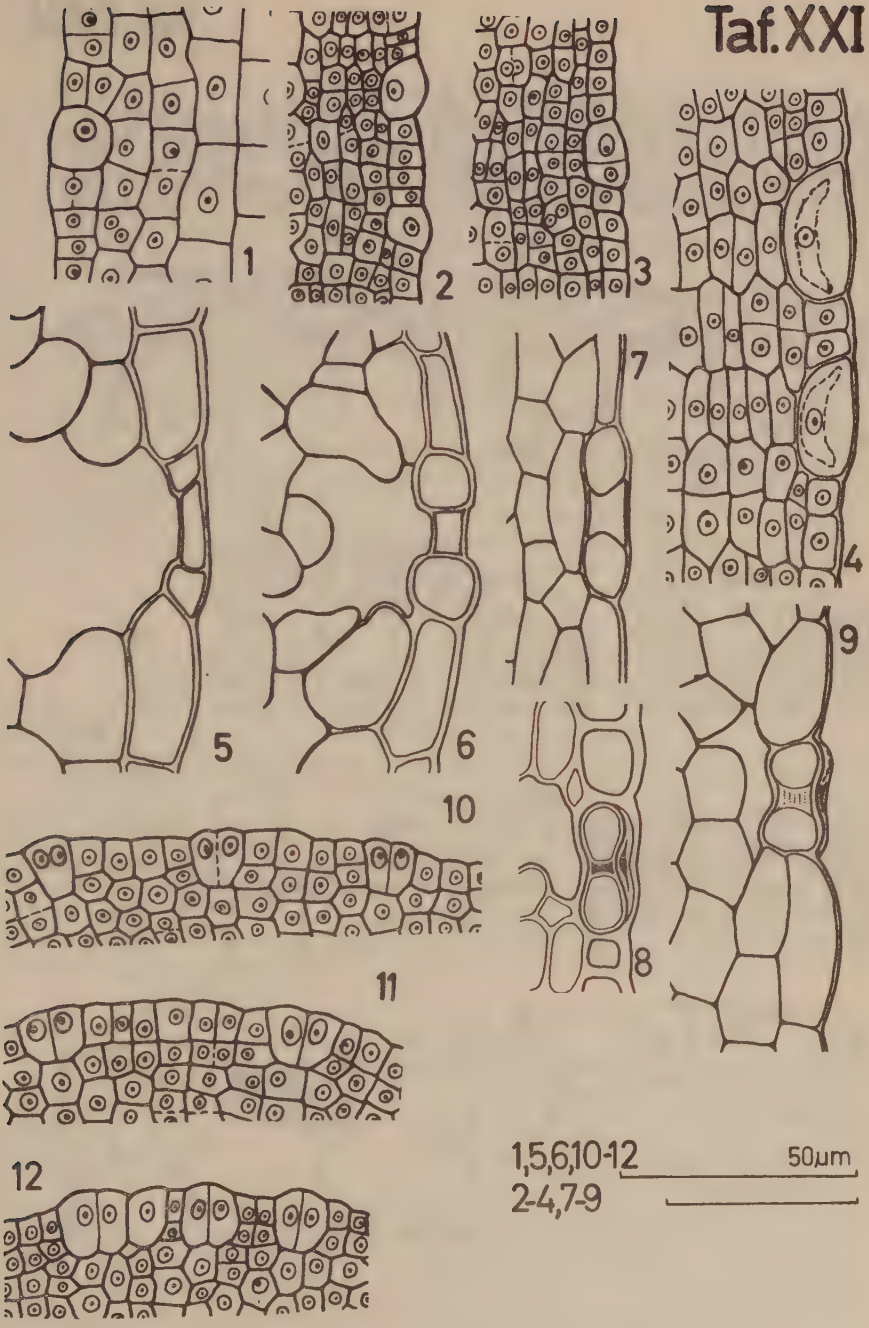
1. Amblystegium serpens: Initialen für Drillingsstomata
2. Cirriphyllum reichenbachianum: Initial- und Schwesterzelle
3. " " : Mutter- und geteilte Schwesterz.
4. Platyhypnidium riparoides: Geteiltes Stoma mit Epidermiskranz
5. Brachythecium rutabulum: 2 rundporige Stomata in Längsstrang
6. Thamnium alopecurum: Stoma mit dichtem Epidermiskranz
7. Cratoneurum commutatum: 3 Stomata mit undeutlichem, strahligen Kranz
8. Drepanocladus uncinatus: 3 Stomata in Längsstrang
9. Plagiothecium denticulatum: 3 Stomata während Kranzbildg.
10. Amblystegium juratzkanum: 8 Stomata in einem Ring verteilt Mitte: Bildung eines dreizelligen Stomas

Tafel XX :

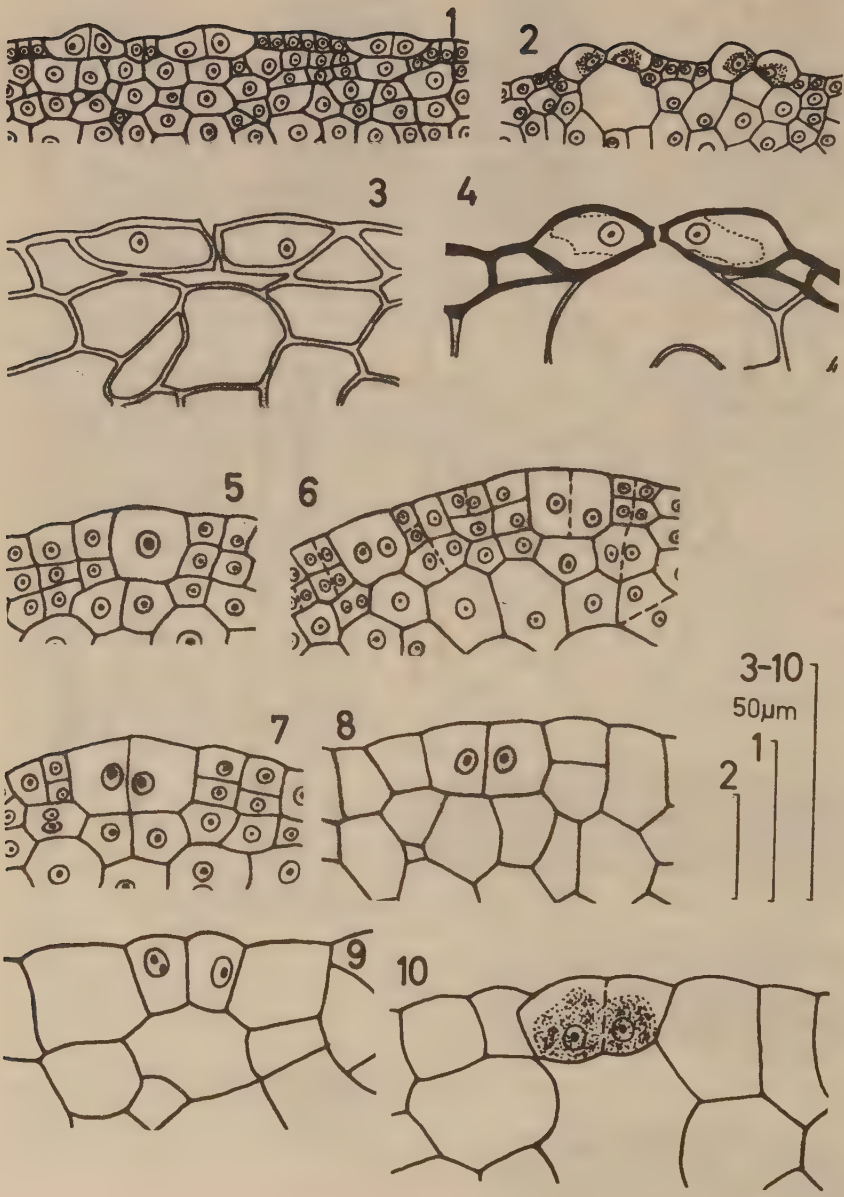
P o l y t r i c h a c e a e :

1. Polytrichum commune: Teilung der Initialzellen
2. " " : Stomata-Mutterzellen
3. " " : Mutterzell-Teilung
4. " " : Streckungsphase der Stomata mit Bildung von Chloroplasten-Initialen, ungeordnete Epidermisteilung
5. Polytrichum formosum: Stomata mit Chloroplasten, diese werden jetzt auch in der Epidermis gebildet, die deutlich in einem Kranz um die Stomata angeordnet ist.
6. " " : Abrundung der Stomata, Wandanlagerung und Porusanlegung
7. Polytrichum commune: Fertige Stomata mit geöffnetem Porus

Taf. XXI



Taf. XXII



Tafel XXI : Stomata-Entwicklung im Längsschnitt

1. Splachnum sphaericum: Mutter- und Schwesterzelle
2. Polytrichum commune: Initialzellen
3. " " : Teilung in Mutter- und Schwesterzelle
4. " " : Stomata nach Schließzellen-Teilung
5. Funaria hygrometrica: Langporiges Stoma
6. Bryum argenteum: Verkürzt langporiges Stoma
7. Anthoceros spec.: Spindelförmig-langporiges Stoma
8. Barbula fallax: Rundporiges Stoma
9. Encalypta vulgaris: Spindelporiges Stoma

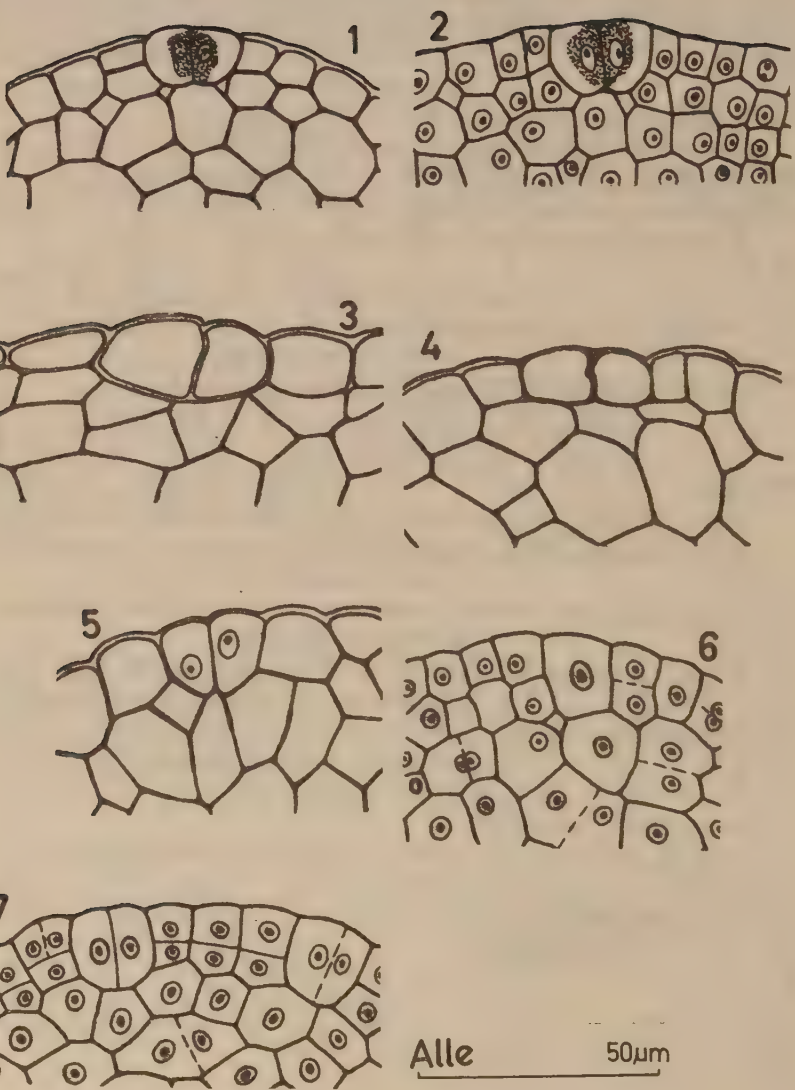
Stomata-Entwicklung im Querschnitt

10. Polytrichum piliferum: Mutterzellen bei der Teilung
11. " " : Geteilte Mutterzellen
12. Polytrichum juniperinum: Schließzellen runden sich ab

Tafel XXII :

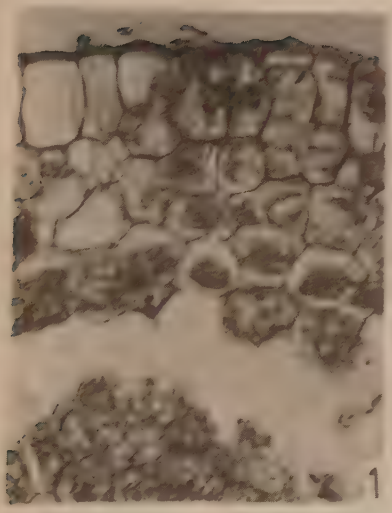
1. Polytrichum alpinum: Schließzellen wachsen in die Breite
2. Polytrichum juniperinum: Schließzellen runden sich stark ab, innere Atemhöhle bildet sich
3. P." alpinum: Fertiges Stoma mit kleiner innerer Atemhöhle und hoher Poruswand
4. P." strictum: Fertiges Stoma mit großer Atemhöhle und schmaler Poruswand, stark oval geformt
5. Splachnum sphaericum: Mutterzelle
6. " " : Mutterzelle bei der Teilung
7. " " : Geteilte Mutterzelle
8. Ceratodon purpureus: " "
9. Bryum argenteum: Schließzellen runden sich ab, Atemhöhle wird gebildet
10. Bryum capillare: Stoma wächst in die Breite, große Atemhöhle

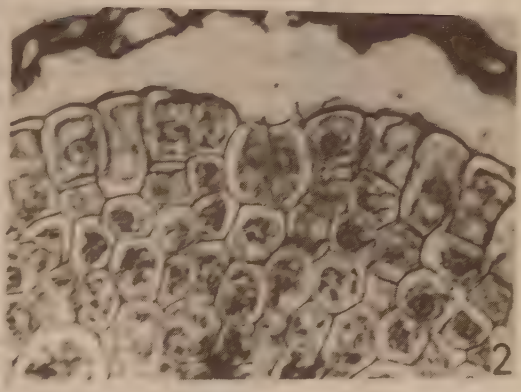
Taf. XXIII

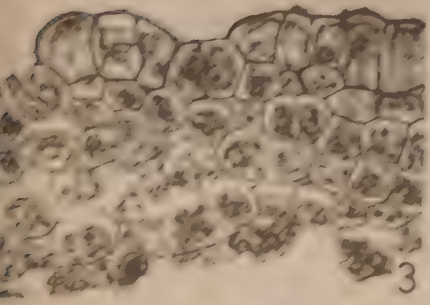


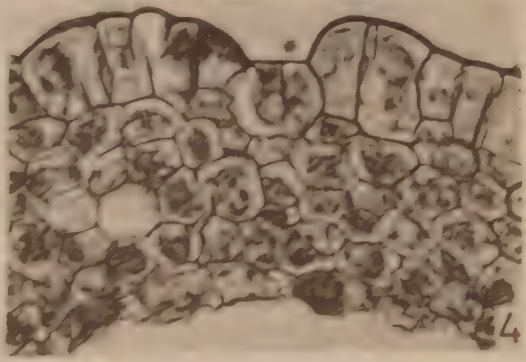
Taf.XXIV

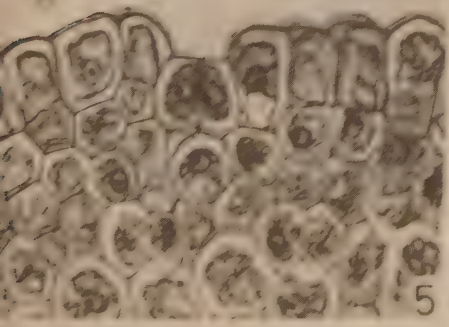
Alle 50µm

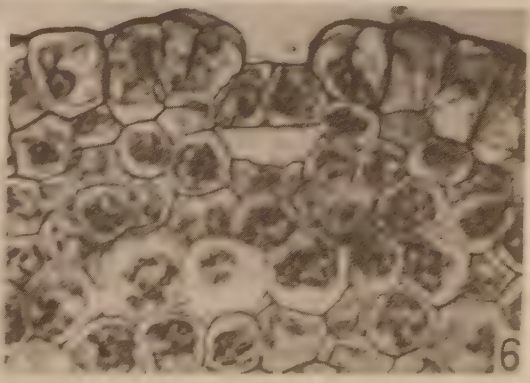

1


2


3


4


5


6

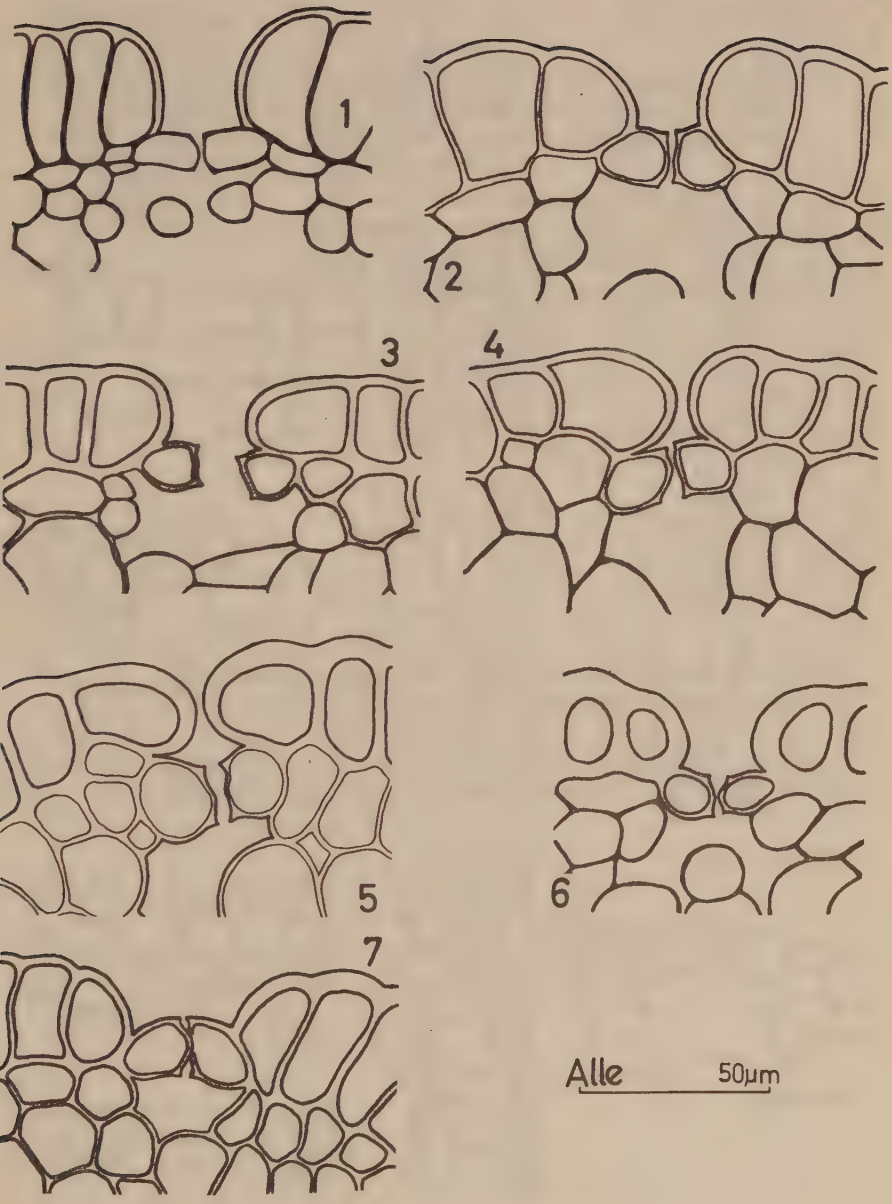
Tafel XXIII:

1. Amblystegiella confervoides: Stoma rundet sich an den Enden ab, Atemhöhle bildet sich
2. Tortella tortuosa: Stoma rundet sich ab, Trennwand verdickt sich
3. Campylium radicale: Stoma vor der Teilung
4. Dicranella subulata: Öffnung des Porus /quer
5. Amblystegium serpens: Fertiges Stoma außerhalb der Porusregion
6. Hedwigia ciliata: Initialzelle, quer
7. " " : Mutterzelle bei der Teilung, quer

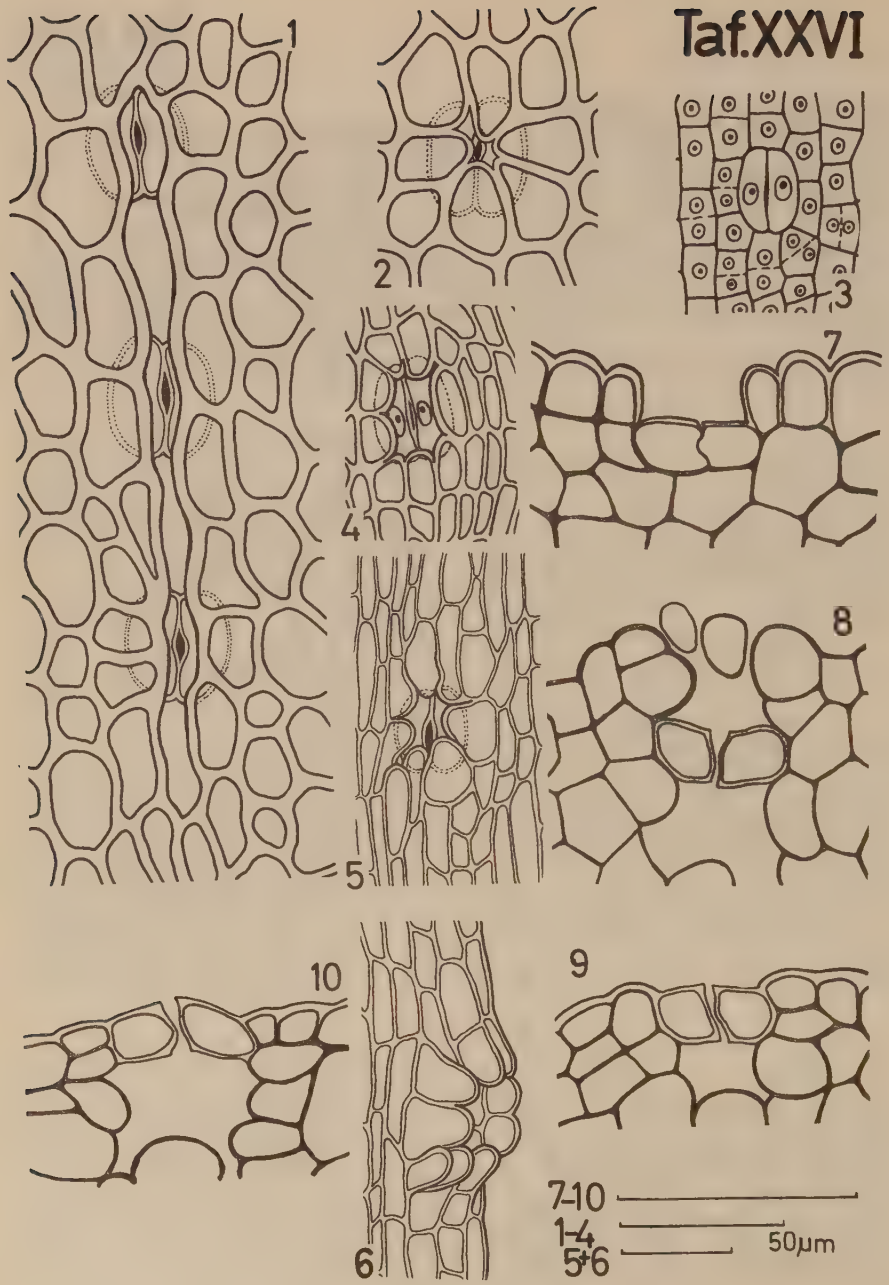
Tafel XXIV : Entwicklung der kryptoporen Stomata

1. Mnium hornum: Geteilte Mutterzelle, noch im Epidermisniveau.
2. " : Stoma gering eingesenkt, Protodermis teilt sich.
3. " : Stoma wird breiter, Epidermis wächst höher.
4. " : Stoma halb eingesenkt, weitere Epidermisstreckung.
5. " : Innere Atemhöhle bildet sich /quer.
6. " : Stoma flacht sich ab, Atemhöhle erweitert, Einsenkung beendet (kastenförmig), Porusanlegung quer.

Taf. XXV



Taf.XXVI



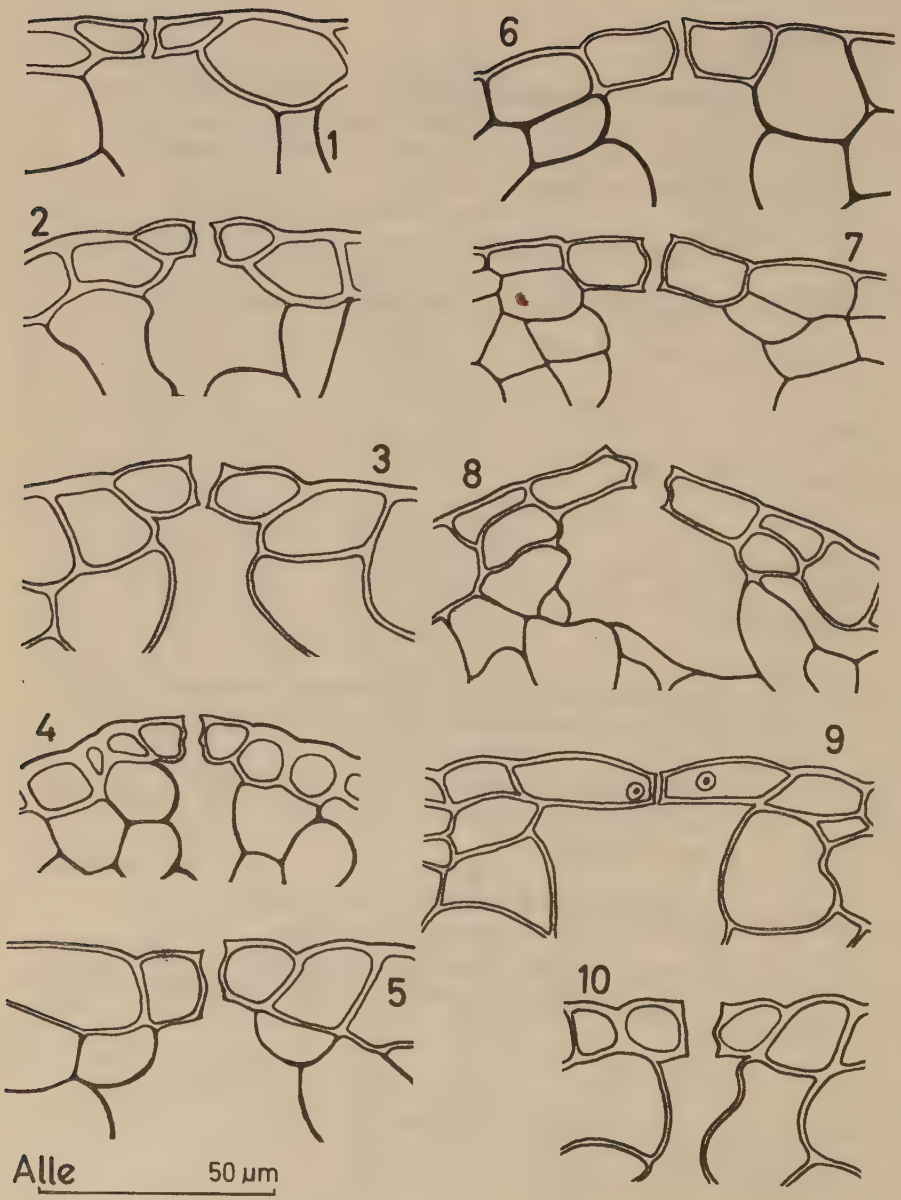
Tafel XXV:

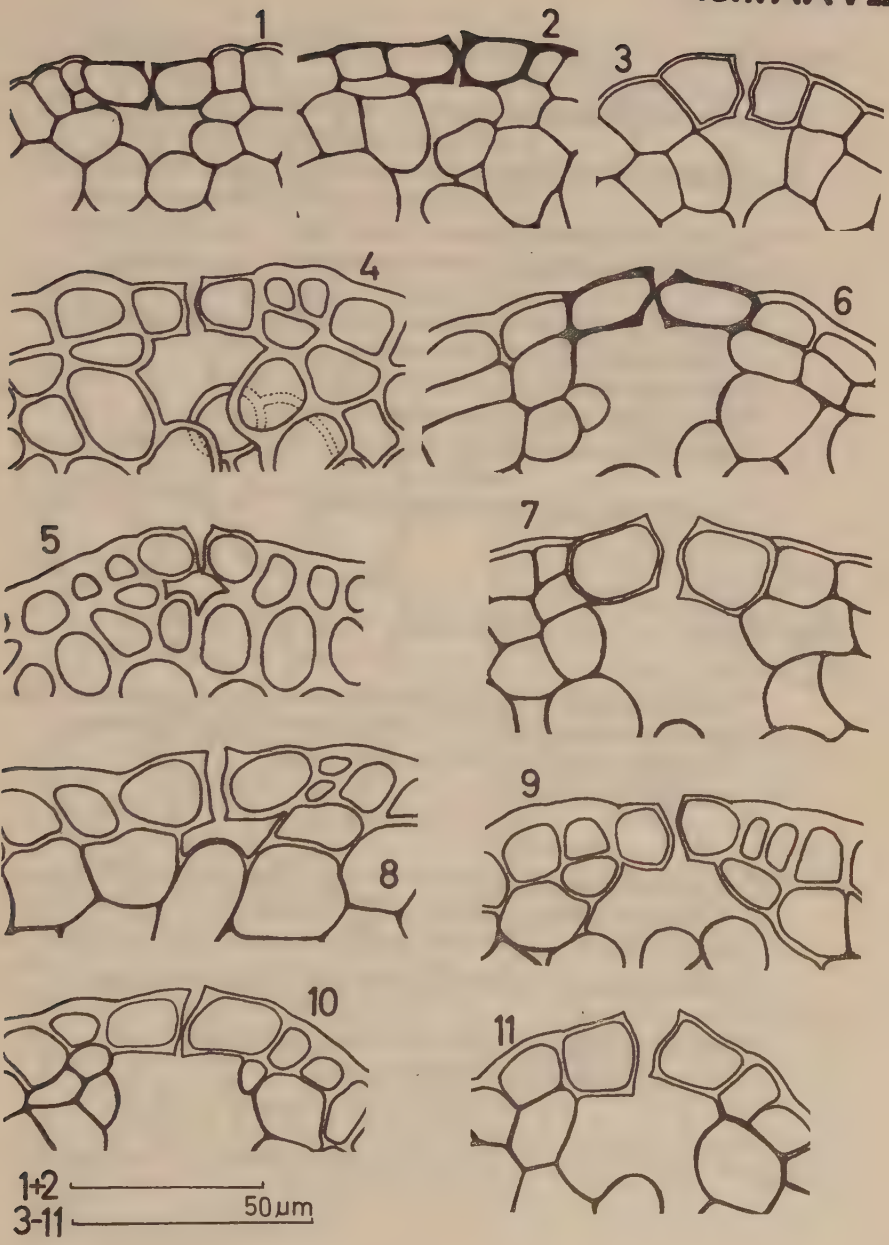
1. Mnium undulatum: Tief kastenförmig eingesenktes Stoma
2. Mnium affine: Kastenförmig eingesenktes Stoma
3. Mnium stellare: Sanduhrförmig verengte Atemhöhle
4. Mnium punctatum: " " "
5. " " : Stoma in geöffneter Stellung
6. Mnium cuspidatum: Kasten-bis sanduhrförmige Einsenkung, verdickte Epidermis
7. Hedwigia ciliata: Muldenförmig eingesenktes Stoma

Tafel XXVI :

1. Mnium punctatum: Stoma mit äußerer Atemhöhle/Aufsicht
2. Mnium affine: 3 Stomata in gemeinsamer spaltförmiger Atemhöhle
3. Ulota bruchii: Junges Stoma , uneingesenkt
4. Orthotrichum anomalum: Eingesenktes Stoma ,Aufsicht
5. O. diaphanum: " " "
6. " " : " " ,Seitenansicht
7. O. anomalum: Sich einsenkendes Stoma, quer
8. " : Eingesenktes Stoma ,quer
9. Ulota bruchii: Stoma gering eingesenkt
10. Orthotrichum affine: Stomata nicht eingesenkt

Taf.XXVII




1
2
3
4
6
5
7
8
9
10
11
1+2
3-11
50 µm

Tafel XXVII : Querschnittsbilder langporiger Akrokarpi

1. Physcomitrium pyriforme: Lang-dreieckiges Lumen. Gelenkstellen und markante Leisten
2. Funaria hygrometrica: Kurz-dreieckiges Lumen, Gelenkstellen Leisten kleiner, "schildförmig" erhaben
3. Bryum capillare: Gedrungen dreieckiges Lumen, Gelenkstellen
4. Leptobryum pyriforme: Kurz-dreiechiges Lumen, geringe Innenleisten
5. Bryum argenteum: dreieckiges bis quadratisches Lumen
6. Bryum capillare: Kurzrechteckiges Lumen
7. Splachnum sphaericum: Kurzrechteckiges Lumen
8. Tetraplodon angustatus: Langrechteckiges Lumen
9. Polytrichum juniperinum: Langovales Lumen mit höherer Bauchwand
10. Diphyscium foliosum: Ovates Lumen

Tafel XXVIII: Querschnittsformen rundporiger Akrokarpi

D i c r a n a l e s :

1. Paraleucobryum longifolium: Kurzrechteckig, deutliche Leisten
2. Ceratodon purpureus: Ovalrechteckig, deutliche Leisten
3. Seligeria pusilla: Quadratisches Lumen
4. Dicranella subulata: " "
5. " " : Oval-rundes Lumen

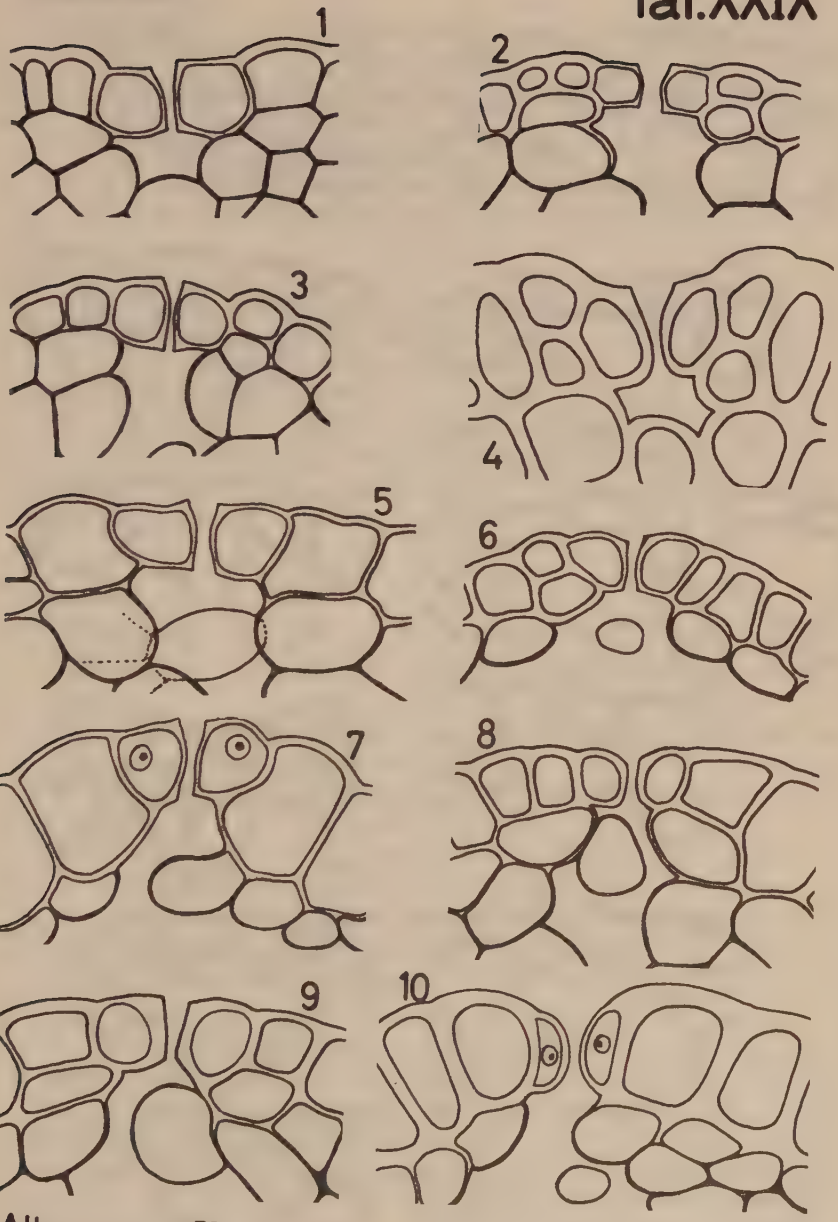
P o t t i a c e a e :

6. Tortella tortuosa: Ovalrechteckiges Lumen, deutliche Leisten
7. Tortula muralis: Gedrungen oval-rechteckiges Lumen
8. Syntrichia ruralis: Ovales Lumen, verstärkt und deutliche Leisten
9. Barbula fallax : Quadratisches Lumen, sich abrundend

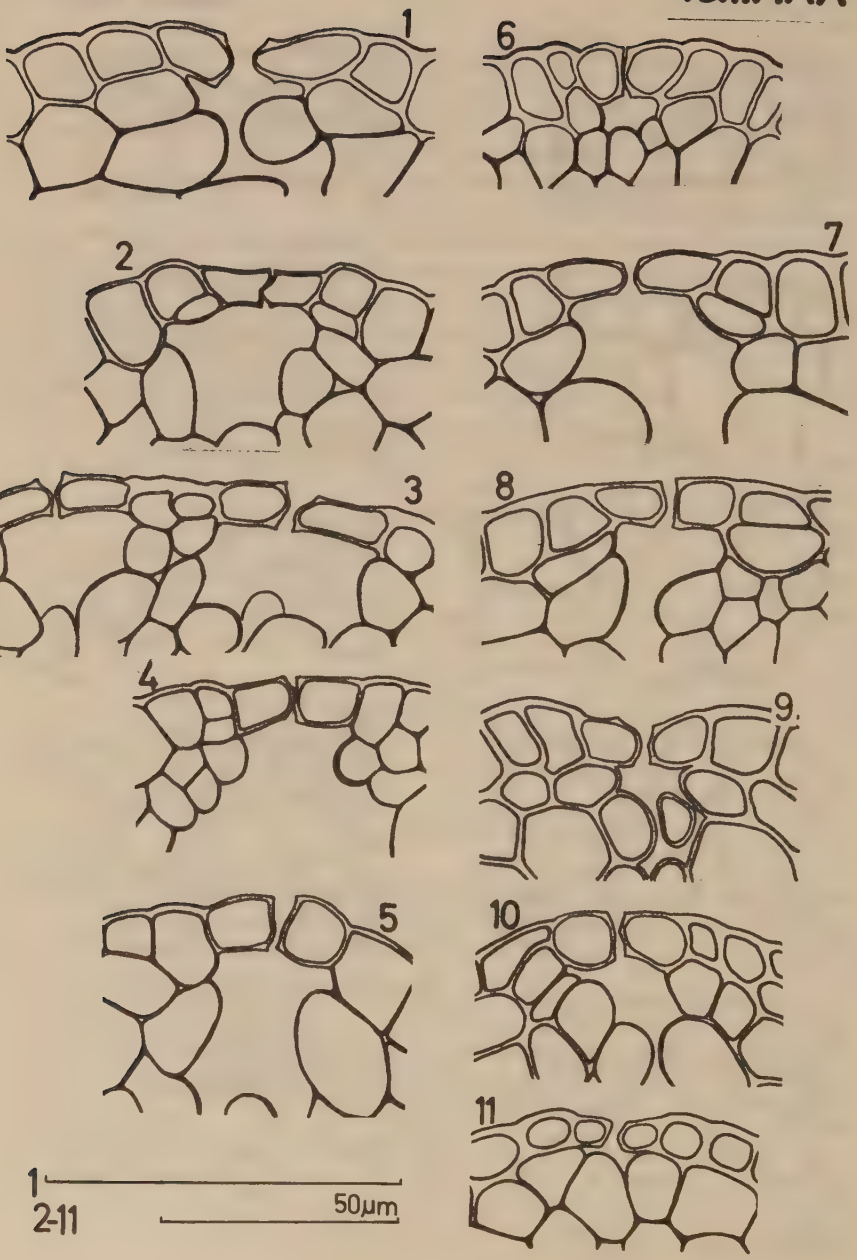
G r i m m i a c e a e :

10. Grimmia commutata: Oval-rechteckiges Lumen
11. G. pulvinata: Quadratisches Lumen

Taf.XXIX



Taf.XXX



Tafel XXIX : Querschnittsformen rundporiger Akrocarpi

1. Racomitrium aciculare: Quadratisches Lumen, gering eingesenkt
2. Schistidium apocarpum: " "
3. Racomitrium patens: Abgerundet quadratisches Lumen
4. R. fasciculare: Hochovales Lumen (funktionslos)

Fissidentaceae:

5. Fissidens crassipes: Kurzrechteckig-ovales Lumen
6. F. taxifolius: Ovoides Lumen
7. F. crassipes: Gedrungen-ovoides Lumen
8. F. cristatus: " " "
9. " : Hochovales Lumen, stark verdickt
10. F. osmundoides: "Kalottenförmige", stark reduzierte Schließzellen

Tafel XXX: Querschnittsformen pleurokarper Laubmoosstomata

1. Anomodon attenuatum: Ovales Lumen, geöffnete und geschlossene Schließzellen
2. Homalia trichomanoides: Kurzrechteckiges Lumen, schräg ansetzend

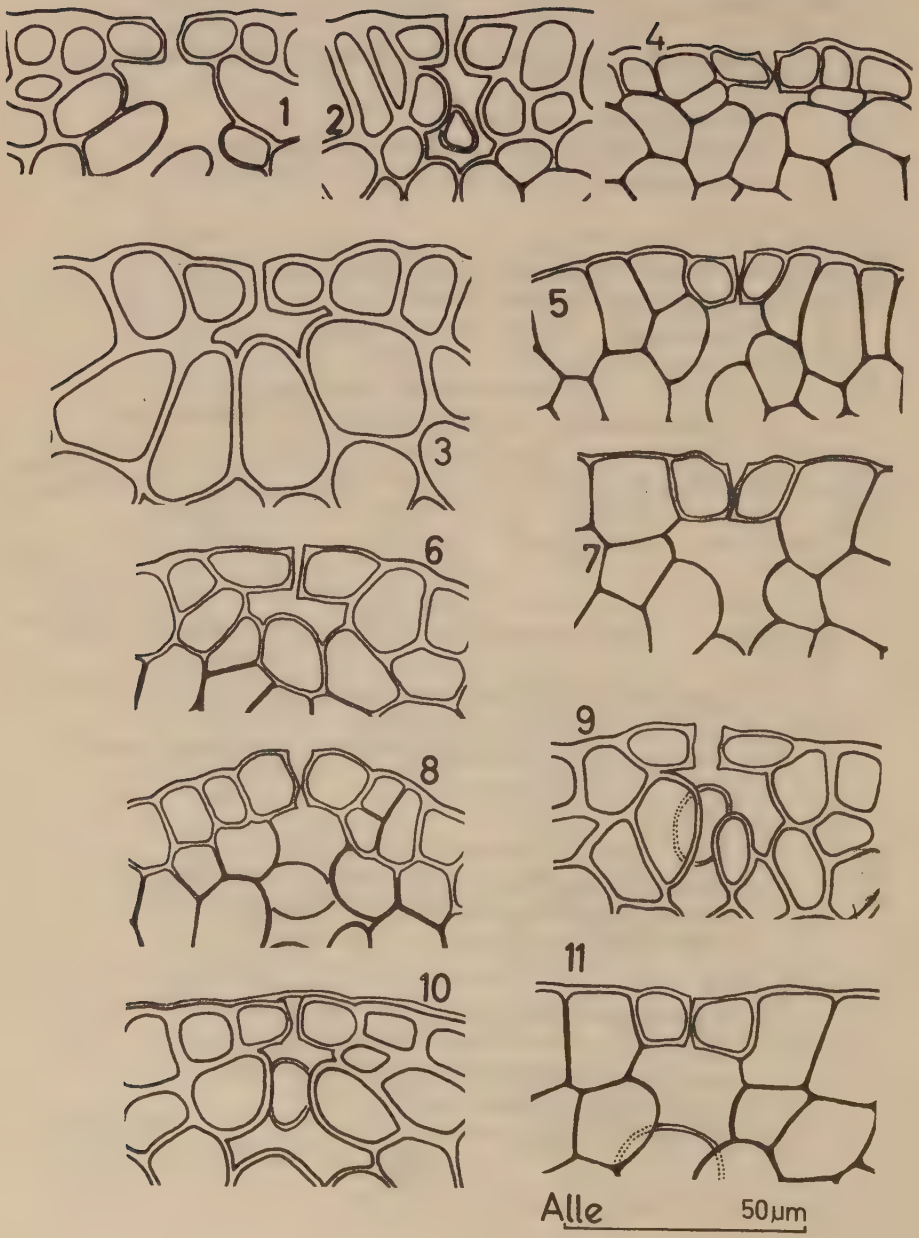
Amblystegiaceae:

3. Campylium radicale: Rechteckiges Lumen
4. Drepanocladus vernicosus: Kurzrechteckiges Lumen
5. Hygrohypnum luridum: Quadratisches Lumen
6. Campylophyllum halleri: Ovoides Lumen

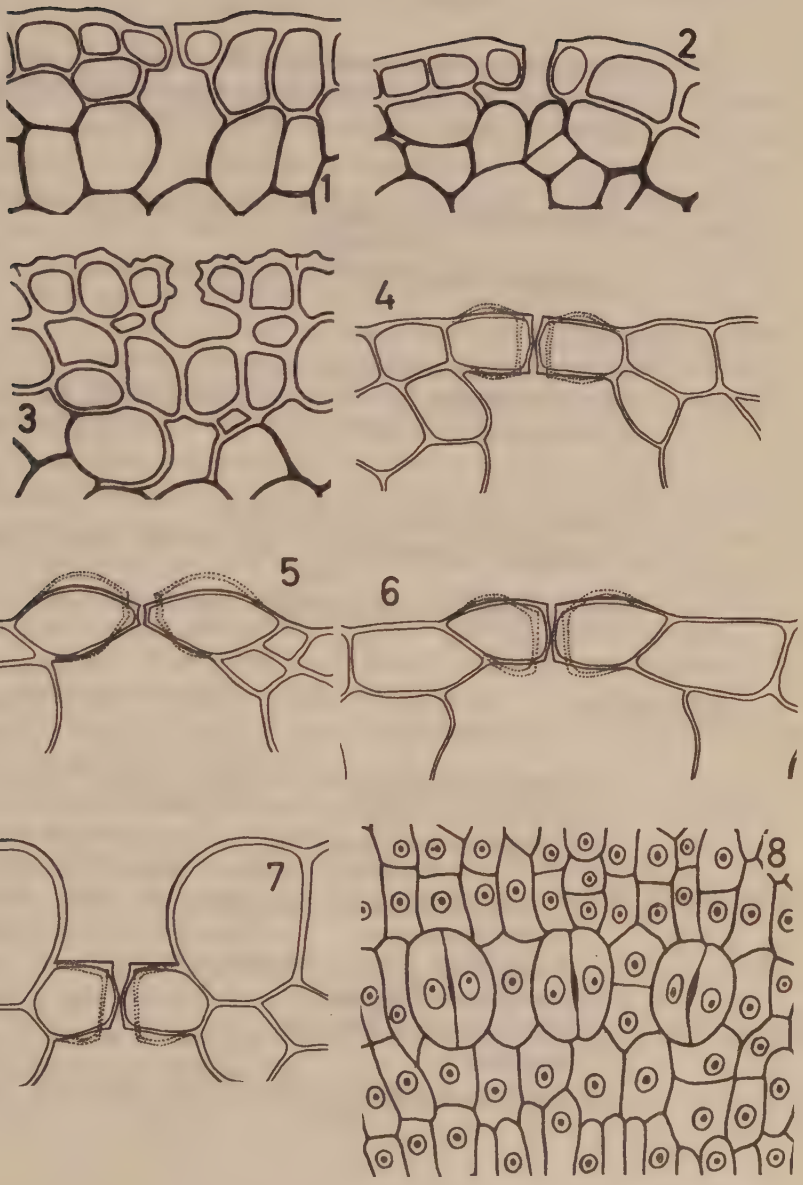
Brachytheciaceae:

7. Brachythecium velutinum: Ovales Lumen
8. B. oxycladum: Kurzovales Lumen
9. Platyhypnidium riparoides: Kurzovales Lumen
10. Cirriphyllum crassinervium: " "
11. Rhynchostegium murale: " " , kleine Stomata

Taf. XXXI



Taf. XXXII



Tafel XXXI : Querschnittsformen pleurokarper Laubmoos-stomata

1. Homalothecium philippeanum: Ovales Lumen
2. Brachythecium rivulare: Gedrungen-ovales Lumen, verdickt
3. Hookeria lucens: Ovalrundes Lumen, verdickt

H y p n a l e s :

4. Pterygynandrum filiforme: Kurz-rechteckiges Lumen, geschlossen
5. Pleurozium schreberi: Gedrungen-ovales Lumen

P l a g i o t h e c i a c e a e

6. Plagiothecium sylvaticum: Lang-ovoides Lumen
7. P. denticulatum: Quadratisches Lumen, bei der Offnung
8. Isopterygium seligeri: Quadratisches Lumen, gering erhaben

H y p n a c e a e :

9. Hylocomium splendens: Ovales Lumen
10. Ctenidium molluscum: Kurz-oval, von der Kutikula überzogen
11. Rhytidiadelphus triquetrus: Quadratisches Lumen

Tafel XXXII : Querschnittsformen pleurokarper Laubmoos-stomata

1. Hypnum cupressiforme: Oval-rundes Lumen, verdickt
2. Pylaisia polyantha: Hochovales Lumen, verdickt
3. Hypnum cupressiforme: Funktionsloses, offenes Stoma, Epidermis und Wände warzig verdickt

.. Hauptbewegungstypen der Laubmoos - Spaltöffnungen

4. Splachnaceae u.a.: Bewegungstyp
5. Polytrichum strictum: "
6. Funariaceae und Bryaceae: "
7. Mniaceae: "
8. Tortella tortuosa: 3 spindelporige Stomata in einem Ring

_L_e_b_e_n_s_l_a_u_f_

Am 14. September 194o wurde ich in Wernigerode/Harz geboren. Mein Vater, der kaufmännische Angestellte Karl Bierschenk, war schon vor meiner Geburt, am 11. Juli 194o, in Frankreich gefallen. Anfang 1943 zog ich mit meiner Mutter, der Hausfrau Frieda Bierschenk, geb. Geuß, von meiner Vaterstadt Weimar auf das elterliche Anwesen nach Linden in Süd-Thüringen. Dort besuchte ich bis zu unserer Flucht aus der SBZ im Juni 1952 die Grundschule. Nach unserer Flucht fanden wir Aufnahme in Kirchheim/Teck, wo ich in die Mittelschule eintrat, bis ich im Mai 1955 in das Evangel.-kirchliche Aufbaugymnasium in Michelbach/Bilz (Kreis Schwäb.Hall) aufgenommen wurde. Hier legte ich im März 196o die Reifeprüfung ab.

Für das Sommersemester 196o immatrikulierte ich mich als Student der Evangel.Theologie, Biologie und Geographie an der Universität Tübingen. Während meiner Studienzeit hielt ich mich im Jahre 1962/63 für zwei Semester an der Universität Göttingen auf und beendete mein Studium im Mai 1966 an der Universität Tübingen mit dem Staatsexamen für das Höhere Lehramt in den Fächern Evangel. Theologie(Hauptfach), Biologie und Geographie (Nebenfächer).

Meine verehrten akademischen Lehrer in dieser Zeit waren die Herren Professoren Doktoren:
K. MÄGDEFRAU, W.ZIMMERMANN, E. BÜNNING, H. METZNER und FIRSON in Botanik;
K.G. GRELL, F.P. MÖHRES, PIEPHO und AX in Zoologie;
F. HUTTENLOCHER, K.H.SCHRÖDER, H.WILHELMY, H. BLUME, E. SCHWEGLER und MORTENSEN in Geographie;
H. DIEM, H. RÜCKERT, W. ELTESTER, E. KÄSEMANN, O. WOLF, O. WEBER, J.JEREMIAS und CONZELMANN in Evangelischer Theologie;
E. BLOCH, BOLLNOW, SCHULZ, SCHAEFFLER und von FREYTAG-LÖRRINGHOFF in Philosophie und Pädagogik.

Im Juli 1966 begann ich meine Dissertation bei Herrn Prof. Dr.

Karl MÄGDEFRAU am damaligen Institut für Spezielle Botanik der Eberhard-Karls-Universität zu Tübingen, wo ich auch ab Mai 1967 mit der Verwaltung einer wissenschaftlichen Assistentenstelle betraut wurde.

Tübingen, den 30. Mai 1970

Druck: Polyfoto Dr. Vogt KG
Stuttgart 1 Königstraße 51
Telefon 295681

Druck: Polyfoto Dr. Vogt KG
Stuttgart 1 Königstraße 51
Telefon 295681